



UNIVERSITÉ DJILLALI LIABÈS
FACULTÉ DES SCIENCES EXACTES
SIDI BEL ABBÈS



N° d'ordre:

THÈSE DE DOCTORAT EN SCIENCES

de

MOHAMED DELLAL

Spécialité: MATHÉMATIQUES
Option: ANALYSE NON LINÉAIRE

Intitulée

SUR CERTAINS MODÈLES MATHÉMATIQUES EN BIOLOGIE :
L'INHIBITION ET LA COMPÉTITION DANS LE CHEMOSTAT

Soutenue le : .../02/2019

Devant le jury composé de:

- | | |
|------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Président: | ● Abderrahmane YOUSFATE, Professeur
Université de Sidi Bel Abbès |
| Examineurs: | ● Karim YADI, Professeur
Université de Tlemcen
● Ali MOUSSAOUI, Professeur
Université de Tlemcen |
| Directeur de Thèse: | ● Mustapha LAKRIB, Professeur
Université de Sidi Bel Abbès |
| Co-directeur de thèse: | ● Tewfik SARI, Professeur
UMR Itap & Irstea, Montpellier, France |

DÉDICACES

A la mémoire ...

*de mon défunt père Lhadj Djilali,
de ma défunte soeur Fatiha,
qui sont partis très tôt.*

Je dédie cette thèse ...

*à ma très chère mère,
à ma femme et mon fils Adel,
à toute ma famille,
à mes amis.*

REMERCIEMENTS

J'E voudrais tout d'abord remercier chaleureusement mon directeur de thèse le Professeur LAKRIB Mustapha d'avoir accepté de diriger ma thèse et de m'avoir aidé à choisir la voie scientifique que je suis actuellement. La confiance qu'il m'a accordée ainsi que ses qualités humaines et scientifiques ont été pour beaucoup dans l'élaboration de cette thèse. J'ai beaucoup appris en travaillant avec lui. Je lui exprime ici toute ma reconnaissance non seulement pour cet apprentissage mais aussi pour ses multiples lectures et remarques plus qu'édifiantes.

J'aimerais également adresser mes remerciements les plus profonds à mon co-directeur de thèse en France M. SARI Tewfik, Professeur à l'Université de Haute Alsace de Mulhouse, et Directeur de Recherche à l'Irstea de Montpellier. Tout d'abord pour son accueil chaleureux au sein de l'Institut qu'il dirige, ainsi que pour sa veille à tout instant sur mes travaux, pour ses conseils avisés. Il m'a beaucoup appris et a partagé ses connaissances sur les travaux de la thèse et je lui en suis très reconnaissant non seulement pour son soutien scientifique mais aussi pour la confiance qu'il m'a accordée depuis notre première rencontre en 2014 à l'Irstea de Montpellier.

Je remercie le Professeur YOUSFATE Abderrahmane pour m'avoir fait l'honneur de présider le jury de ma thèse. Je remercie également les Professeurs YADI Karim et MOUSSAOUI Ali, de l'Université de Tlemcen, qui ont bien voulu juger ce travail.

Mes sincères remerciements à M. HARMAND Jérôme, Directeur de Recherche à l'INRA de Narbonne, pour le soutien institutionnel et financier dont il m'a fait bénéficier dans le cadre du réseau de recherche euro-méditerranéen TREASURE. A travers lui, je remercie toute l'équipe du réseau, que j'ai croisé au cours de ces années, pour nos échanges et nos discussions scientifiques.

J'exprime aussi ma profonde gratitude à l'Université Ibn Khladoun de Tiaret qui m'a intellectuellement et financièrement donné la possibilité d'effectuer confortablement des études à l'étranger.

Enfin, Je voudrais exprimer ma reconnaissance et gratitude à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

TABLE DES MATIÈRES

DÉDICACES	iii
REMERCIEMENTS	v
TABLE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	xi
INTRODUCTION	1
1 LA COMPÉTITION DANS LE CHÉMOSTAT	5
1.1 INTRODUCTION	5
1.2 MODÈLE DU CHÉMOSTAT SIMPLE [3]	5
1.3 TAUX DE CROISSANCE	7
1.4 PROPRIÉTÉS MATHÉMATIQUES DU MODÈLE	9
1.4.1 La fonction f est monotone et bornée	10
1.4.2 La fonction f n'est pas monotone	12
1.5 COMPÉTITION DANS LE CHEMOSTAT	16
1.5.1 Cas où les fonctions de croissance sont monotones	16
1.5.2 Cas où les fonctions de croissance ne sont pas monotones	21
2 LA COMPÉTITION DANS LE CHÉMOSTAT AVEC INHIBITEUR EXTERNE	25
2.1 INTRODUCTION	25
2.2 EXISTENCE DES ÉQUILIBRES	27
2.2.1 Existence des points d'équilibre	28
2.3 STABILITÉ ASYMPTOTIQUE LOCALE DES ÉQUILIBRES	30
2.4 STABILITÉ ASYMPTOTIQUE GLOBALE	33
2.4.1 Stabilité asymptotique globale des équilibres de bord	33
2.4.2 Stabilité globale de l'équilibre strictement positif	35
2.5 DIAGRAMME OPÉRATOIRE	37
2.5.1 Existence et stabilité des équilibres	37
2.5.2 Existence et stabilité des points d'équilibres par rapport aux paramètres opératoires	39
2.5.3 Instabilité de l'équilibre strictement positif E_c	41
2.5.4 Construction du diagramme opératoire	45
2.5.5 Diagrammes opératoires dans le plan (p^0, S^0)	46
2.5.6 Conditions suffisantes de stabilité de l'équilibre de coexistence	47
2.5.7 Construction des régions d'instabilité dans le plan (p^0, S^0)	49

2.5.8	Diagrammes opératoires dans le plan (D, S^0)	51
2.5.9	Construction des régions d'instabilité dans le plan (D, S^0)	52
2.5.10	La conjecture de Hsu et Waltman	54
2.6	EXEMPLES	54
2.6.1	Les valeurs des paramètres de Hsu et Waltman [21]	55
2.6.2	Les valeurs des paramètres de Lenski et Hattingh [25]	57
2.6.3	Valeurs des paramètres avec I_3 de type "Droite" du Tableau 2.4	60
2.6.4	Exemple où la courbe Γ_5 coupe la courbe Γ_1	61
2.6.5	Un exemple sur le plan opératoire (D, S^0)	63
3	LA COMPÉTITION DANS LE CHÉMOSTAT AVEC INHIBITEUR INTERNE	67
3.1	INTRODUCTION	67
3.1.1	Existence des équilibres	69
3.1.2	Existence de l'équilibre strictement positif	72
3.1.3	Stabilité locale des points d'équilibre	74
3.1.4	Stabilité globale	78
3.1.5	Diagramme opératoire	80
3.2	EXEMPLES	81
3.2.1	Diagramme opératoire : Les courbe Γ_1^c et Γ_2^c ne se coupent pas	82
3.2.2	Diagramme opératoire : Les courbe Γ_1^c et Γ_2^c se coupent	83
3.3	CAS DE L'INHIBITEUR PRODUIT PAR UNE ESPÈCE ET EST AFFECTÉE PAR LUI	84
3.3.1	Existence des équilibres	85
3.3.2	Stabilité locale des points d'équilibre	87
3.3.3	Diagramme opératoire	91
3.4	UNE SEULE ESPÈCE PRODUIT UNE TOXINE QUI INHIBE L'AUTRE	93
3.4.1	Existence des équilibres	94
3.4.2	Stabilité locale des points d'équilibre	96
A	OUTILS MATHÉMATIQUES	101
A.1	SYSTÈMES DYNAMIQUES	101
A.2	ORBITES ET ENSEMBLES INVARIANTS.	101
A.3	ENSEMBLES LIMITES.	102
A.4	COMPORTEMENT ASYMPTOTIQUE DANS LE PLAN.	102
A.5	NOTION DE STABILITÉ DES ÉQUILIBRES.	103
A.6	LINÉARISATION.	103
A.7	CRITÈRE DE ROUTH-HURWITZ.	104
A.8	SYSTÈMES ASYMPTOTIQUEMENT AUTONOMES.	104
	BIBLIOGRAPHIE	107
	RÉSUMÉ	111

TABLE DES FIGURES

1.1	Schéma d'un chémostat en mode continu. Le nutriment entre à un taux D et une concentration S^0 , les organismes x et le substrat S effluent au même taux D	6
1.2	Taux de croissance (a) : de type Monod; (b) : de type Haldane; (c) : de type Holling III.	8
1.3	Diagramme opératoire du système (1.2) où f de type Monod.	15
1.4	Diagramme opératoire du système (1.2) où f de type Haldane.	15
1.5	Diagramme opératoire du système (1.8) où les fonctions f_1 et f_2 sont monotones.	21
1.6	Exemple où les intervalles $] \lambda_1, \mu_1[$ et $] \lambda_2, \mu_2[$ peuvent (a) : ne pas être disjoints; (b) : être disjoints.	22
1.7	Diagramme opératoire du système (1.8) où la fonction f_1 est non monotone.	23
2.1	Graphiques illustratifs des fonctions (a) : f_1 et f_2 et définitions des seuils de croissance $\lambda_1, \lambda^-, \lambda^+$ et λ_2 ; (b) : W avec l'unique solution positive p^* de l'équation $W(p) = 1 - \lambda_2$, lorsque $\lambda_2 < 1$	28
2.2	Graphes des fonctions f_1 (en rouge) et f_2 (en bleu) lorsque l'équation $f_1(S) = f_2(S)$ admet une solution positive $S = \bar{S}$ et représentation graphique de I_c . (a) : $I_c =] \bar{D}, f_2(+\infty)[$. (b) : $I_c =] 0, \bar{D}[$ où $\bar{D} = f_1(\bar{S}) = f_2(\bar{S})$	38
2.3	Graphes de $a_1(Y)$ et $\Delta(Y)$, montrant les positions relatives des racines $y_i = y_i(D)$, $i = 0 \dots 3$, de $\Delta(Y)$ par rapport aux racines $z_1 = z_1(D)$ et $z_2 = z_2(D)$ de $a_1(Y)$, lorsque $a_1(z) < 0$ et $\Delta(z) > 0$ où $z = z(D)$ est un maximum de $\Delta(Y)$	42
2.4	Diagrammes opératoires illustratifs : (a) correspond au cas sans détoxification; dans le cas (b), E_c est stable dès qu'il existe; dans le cas (c) la stabilité de E_c ne se produit pas toujours et une région d'instabilité peut apparaître comme indiqué dans le cas (d).	49
2.5	(a) : La courbe H définie par (2.73) sépare le plan opératoire (D, p^0) en deux régions; la région bornée \mathcal{U} dans laquelle \bar{E}_c est instable, et la région \mathcal{S} dans laquelle E_c stable. (b) : La construction de la courbe Γ_5 lorsque D est fixé dans le sous-ensemble I_3 et $F_6(D) < p^0 < F_7(D)$. La figure illustre un cas où Γ_5 coupe Γ_1 de sorte que les deux régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 existent.	50

2.6	Diagrammes opératoires illustratifs : (a) correspond au cas sans détoxification ; dans le cas (b), les courbes Γ_1 et Γ_4 se coupent en deux points de sorte que la région \mathcal{J}_5 apparaît ; dans le cas (c) la stabilité de E_c ne se produit pas toujours et une région d'instabilité peut apparaître comme indiqué dans le cas (d).	52
2.7	(a) : La courbe H définie par (2.73) sépare le plan opératoire (D, p^0) en deux régions ; la région bornée \mathcal{U} dans laquelle E_c est instable, et la région \mathcal{S} dans laquelle E_c est stable. (b) : La construction de la courbe Γ_5 lorsque p^0 est fixé et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$. La figure illustre un cas où Γ_5 coupe Γ_1 de sorte que les deux régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 existent.	53
2.8	Représentations graphiques de (a) : $b_1(D)$ (en rouge) et $\Delta_1(D)$ (en bleu) ; (b) : $\Delta_2(D)$; (c) : $a_1(z(D))$ (en rouge) et $\Delta(z(D))$ (en bleu). Ces courbes montrent que les conditions dans la définition (2.60) de I_3 sont satisfaites pour $0 < D < D_3$ avec $D_3 \approx 2.0578$. Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 1.	55
2.9	Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 1. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 1$	56
2.10	(a) : Le graphe de $b_1(D)$ montre que $b_1(D) > 0$ pour tout D , donc E_c est LES lorsqu'il existe. (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 1$. Les régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 sont vides. Les valeurs de paramètres biologiques sont donnés dans le tableau 2.7, Cas 2.	56
2.11	(a) : Le graphe de $b_1(D)$ montre que $b_1(D) > 0$ pour tout D , donc E_c est LES lorsqu'il existe. (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2$. Les régions \mathcal{J}_5 , \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 sont vides. Les valeurs des paramètres biologiques sont donnés par le Tableau 2.7, Cas 3.	57
2.12	Les paramètres biologiques sont donnés par le Tableau 2.7, Cas 4. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2$	59
2.13	Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 5. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2$	59
2.14	Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 6. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 2.2$	60
2.15	Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 7. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.0003$	62
2.16	Informations supplémentaires sur le diagramme opératoire illustré dans la Fig. 2.15. (a) : Le diagramme opératoire complet. (b) : Un zoom près de l'origine. Les neuf régions $\mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_9$ ne sont pas vides. La région \mathcal{J}_7 n'est pas connexe. Les fonctions de croissance sont données par (2.74) et les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 7.	62

2.17	Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). A droite, un zoom montrant les abscisses du point dont l'ordonnée est $p^0 = 0.33$. Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 3.5, Cas 1.	63
2.18	Le diagramme opératoire (D, S^0) pour (a) : $p^0 = 0$. (b) : $p^0 = 0.1$	64
2.19	Le diagramme opératoire (D, S^0) pour $p^0 = 0.33$. (la figure à droite est un zoom montrant la région \mathcal{J}_8)	64
2.20	Le diagramme opératoire (D, S^0) pour (a) : $p^0 = 1$. (b) : $p^0 = 4.72$	65
3.1	Projection des points d'équilibre E_0, E_1, E_2 et E_c dans le plan (S, p) et conditions d'existence et de stabilité de ces points. Les points d'équilibres stables sont désignés par des cercles pleins et les points d'équilibres instables sont désignés par des cercles vides.	71
3.2	L'existence de plusieurs équilibres strictement positifs lorsque la condition (3.19) (a) : est satisfaite ; (b) : n'est pas satisfaite.	73
3.3	Cas $n = 3$: Stabilité locale de E_1, E_2, E_c^2 et instabilité de E_c^1, E_c^3, E_0	78
3.4	Diagramme opératoire du système (3.30) où μ_i sont donnés par (3.34) et les courbes Γ_i^c ne se croisent pas. (a) : L'apparition de la région de bistabilité \mathcal{J}_6 , suivie de la disparition de la région de coexistence \mathcal{J}_7 . (b) : L'apparition de la région de coexistence \mathcal{J}_7 . Les paramètres biologiques utilisés pour construire les Figs. 3.4(a,b) sont exactement les mêmes, sauf que les valeurs de $\alpha_i \gamma_i$ ont été inversées.	83
3.5	Diagramme opératoire du système (3.30) où les courbes Γ_i^c se croisent.	84
3.6	Projection des points d'équilibre E_0, E_1, E_2 et E_c dans le plan (S, p) et conditions d'existence et de stabilité de ces points. Les points d'équilibres stables sont désignés par des cercles pleins et les points d'équilibres instables sont désignés par des cercles vides.	88
3.7	Diagramme opératoire du système (3.30).	93
3.8	Projection des points d'équilibre E_0, E_1, E_2 et E_c dans le plan (S, p) et conditions d'existence et de stabilité de ces points.	96

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Les équilibres et leur nature dans le cas où f est de "type Monod".	12
1.2	Les équilibres et leur nature dans le cas où f est de "type Haldane".	14
1.3	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.3.	15
1.4	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.4.	15
1.5	Existence et stabilité locale des équilibres du système (1.8).	18
1.6	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.5.	21
1.7	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.7.	23
2.1	Existence et stabilité asymptotique locale des équilibres du système (2.5).	32
2.2	Frontière des régions dans le diagramme opératoire.	46
2.3	L'existence et la stabilité des équilibres dans les régions des diagrammes opératoires de Fig. 2.4, Fig. 2.5(b), Fig. 2.9(b), Fig. 2.10, Fig. 2.12(b), Fig. 2.13(b), Fig. 2.14(b), Fig. 2.15(b) et Fig. 2.16. Le symbole S se lit stable, le symbole I se lit instable. S'il n'y a pas de symbole, cela signifie que le point d'équilibre n'existe pas dans ce cas.	51
2.4	Trois formes de l'intervalle I_3	51
2.5	Frontière des régions dans le plan opératoire (D, S^0)	52
2.6	L'existence et la stabilité des équilibres dans les régions des diagrammes opératoires de Fig. 2.6, Fig. 2.7(b), Fig. 2.18, Fig. 2.19 et Fig. 2.20. Le symbole S se lit stable, le symbole I se lit instable. S'il n'y a pas de symbole, cela signifie que le point d'équilibre n'existe pas dans ce cas.	53
2.7	Valeurs nominales des paramètres.	55
3.1	Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.1).	77
3.2	Les équilibres et leurs natures dans le cas générique. Le symbole S (resp. I) se lit stable (resp. instable).	78
3.3	Les valeurs des paramètres pour les cas (a), (b) et (c) des Figs. 3.4 et 3.5.	82
3.4	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.4, lorsque les courbes γ_i^c ne se coupent pas.	83
3.5	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.5.	84
3.6	Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.39).	90

3.7	Les valeurs des paramètres utilisées pour (3.57).	92
3.8	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opérateur de la Fig. 3.4.	93
3.9	Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.63).	99

INTRODUCTION

CETTE thèse s'attache à l'étude de modèles de compétition de deux espèces microbiennes sur un seul nutriment dans un chémostat (appareil de culture en laboratoire de micro-organismes). L'objectif est de montrer la coexistence des espèces par différents mécanismes pour affirmer la diversité biologique que l'on trouve dans les écosystèmes terrestres et marins ainsi que dans les bioréacteurs.

Le modèle de base du chémostat prédit que la coexistence de deux ou plusieurs espèces microbiennes en compétition pour un seul nutriment n'est pas possible. Seules les espèces ayant le plus faible *seuil de croissance* survivent. Ces espèces consomment moins de substrat que les autres pour atteindre l'état d'équilibre [18]. Ce résultat est connu sous le nom de *Principe d'Exclusion Compétitive* (PEC) [14]. Cependant, ce principe contredit la grande biodiversité que l'on trouve dans la nature ainsi que dans les processus de traitement des eaux usées et dans les réacteurs biologiques. Plusieurs mécanismes ont été imaginés pour améliorer le modèle et obtenir de la coexistence. Plusieurs auteurs, comme dans [2, 4, 7, 8, 19, 20, 21, 22, 25, 40], ont étudié l'inhibition en tant que facteur de maintien de la diversité des écosystèmes microbiens, et donc apporté des réponses à la question suivante : la production d'inhibiteurs internes ou l'introduction d'inhibiteurs externes peut-elle induire la coexistence stable de concurrents dans un environnement de type chémostatique ?

Notre travail de thèse se situe dans cette dernière direction. Il consiste en l'élaboration et l'étude, essentiellement théorique et numérique, de modèles mathématiques pour la compétition, dans un chémostat, entre deux populations de micro-organismes pour un seul nutriment en présence d'un inhibiteur externe ou interne.

La thèse est structurée comme suit :

Dans le chapitre un, nous introduisons le modèle mathématique de la croissance d'une seule espèce de micro-organismes sur une ressource. Les propriétés de ce modèle sont analysées pour les trois plus importantes classes de *taux de croissance* rencontrés en biotechnologie ; à savoir ceux limités ou inhibés par un substrat. Ensuite, nous introduisons en particulier le modèle mathématique de n espèces en compétition sur une seule ressource dans un chémostat. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - \sum_{i=1}^n f_i(S)x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = (f_i(S) - D)x_i, \quad i = 1 \dots n \end{cases}$$

Plusieurs extensions de ce modèle ont été étudiées dans la littérature. Nous pouvons citer, à titre d'exemple, le cas de Hsu, Hubbel et Waltman [18] qui sont parmi les premiers, en 1977, à étudier le problème de la compétition dans le chemostat. Dans le cas de fonctions de croissance non monotones, Butler et Wolkowicz [5] montrent en 1985 que le *principe d'exclusion compétitive* est également vérifié. Mais ces travaux supposent que toutes les espèces ont le même taux de prélèvement D , égal au *taux de dilution*. Récemment, Sari et Mazenc [33] ont pu construire une fonction de Lyapunov pour étudier l'attractivité globale du modèle avec une classe générale de taux de croissance et avec des taux de mortalité différents pour chaque espèce.

Nous proposons et étudions le modèle dans le cas $n = 2$ où deux espèces sont en compétition sur une ressource limitante unique. On étudie l'existence et la stabilité des points d'équilibre du modèle pour des taux de croissance monotones et non monotones. On y énonce en particulier le théorème de l'exclusion compétitive à l'équilibre. Au moyen de *diagrammes opératoires*, nous décrivons le comportement asymptotique du modèle.

Dans le chapitre deux, nous considérons le modèle introduit par Lenski et Hattingh [25]. Dans ce modèle, deux espèces sont en compétition sur une unique ressource limitante en présence d'un inhibiteur externe, comme un pesticide ou un antibiotique. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - f(p)f_1(S)\frac{x}{\gamma_1} - f_2(S)\frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= [f(p)f_1(S) - D]x \\ y' &= [f_2(S) - D]y \\ p' &= (p^0 - p)D - g(p)y. \end{cases}$$

Pour certaines valeurs du taux de dilution, l'espèce ayant le plus faible *seuil de croissance* gagne la compétition en l'absence d'inhibiteur. La présence de l'inhibiteur de l'espèce *gagnante* permet la coexistence des deux espèces. L'analyse mathématique du modèle a été considérée par Hsu et Waltman [21] pour les fonctions de croissance f_i et g de type Michaelis-Menten et $f(p) = e^{-\mu p}$. En raison de l'importance de ce phénomène qui favorise la coexistence stable de deux espèces en compétition pour une ressource unique, les résultats de [21] ont été discutés dans le livre de Smith et Waltman [35] et dans l'article de synthèse [23]. Le but de ce travail est de revoir les résultats de [21, 23, 25, 35] et de discuter les questions restées sans réponse.

L'approche de [25] consistait à fixer les paramètres biologiques du modèle, ainsi que le taux de dilution du chémostat, et examiner le comportement du modèle par rapport aux concentrations d'entrée du substrat *limitant* et de l'inhibiteur, qui sont des paramètres opératoires du modèle. Par conséquent, ces auteurs ont établi le *diagramme opératoire* du modèle : sept résultats possibles ont été présentés, correspondant à sept régions du *diagramme opératoire*. En utilisant le théorème de Routh-Hurwitz sur la stabilité locale de l'équilibre de coexistence, ces auteurs ont insisté sur le fait que l'équilibre de coexistence peut être instable. Ils ont donné des conditions aux paramètres biologiques pour lesquelles l'équilibre de coexis-

tence devient instable. Cependant, ils n'ont pas décrit les régions des paramètres opératoires dans lesquels ce comportement se produit.

L'approche dans [21, 23, 35] était plus théorique. Les auteurs ont rééchelonné les paramètres biologiques et opératoires du modèle, créant un environnement *standard* dans lequel les paramètres opératoires sont fixés à la valeur 1. Les auteurs ont établi des résultats globaux et montré que lorsque l'équilibre de la coexistence est instable, le modèle peut avoir un cycle limite attractif. La théorie développée dans cet environnement standard permet potentiellement de présenter les *diagrammes opératoires* du modèle. Cependant le *diagramme opératoire* n'a pas été présenté dans [21, 23, 35]. Notre principale contribution consiste à présenter le *diagramme opératoire* et de donner ses propriétés en respectant les paramètres biologiques. L'espace des paramètres du modèle est de dimension dix : sept paramètres biologiques et trois paramètres opératoires. Explorer tous ces paramètres en même temps n'est pas possible. Notre approche pour traiter cette question consiste alors à scinder cette problématique en deux parties intermédiaires. Nous fixons d'abord les paramètres biologiques et présentons le *diagramme opératoire*. Ensuite, nous explorons les variations du *diagramme opératoire* lorsque les paramètres biologiques sont modifiés. Le problème est réduit à la détermination du signe d'un ensemble de cinq fonctions réelles du taux de dilution.

Le diagramme opératoire considère les paramètres opératoires comme coordonnées et les différentes régions qui y sont définies correspondent à des dynamiques qualitativement différentes. Ce diagramme de bifurcation qui détermine l'effet des paramètres opératoires, qui sont contrôlés par l'opérateur et qui correspondent au taux de dilution et aux concentrations d'entrée, est très utile pour comprendre le modèle du point de vue mathématique et biologique, et est souvent construit dans la littérature mathématique et biologique [1, 6, 9, 10, 30, 34, 37, 39, 41, 42].

Dans ce chapitre, nous étendons les travaux [21, 23, 35] en considérant les fonctions de croissance plus générales et en décrivant le diagramme opératoire. Nous étendons aussi l'étude [25] en décrivant théoriquement les différentes régions du diagramme opératoire. En particulier, nous montrons que pour les paramètres biologiques dans [25], pour toutes les valeurs des trois paramètres opératoires, l'équilibre de coexistence est stable lorsqu'il existe et nous clarifions la question de la déstabilisation de l'équilibre de coexistence qui n'a été considérée dans [25] que par l'exploration numérique.

Dans le chapitre trois, nous considérons le modèle introduit par Freitas et Fredrickson [7]. Dans ce modèle, deux espèces de micro-organismes sont en compétition sur une unique ressource limitante en présence d'un inhibiteur interne, où les deux concurrents produisent une toxine qui inhibe leurs taux de croissance [7]. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - \mu_1(S, p)\frac{x}{\gamma_1} - \mu_2(S, p)\frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= [\mu_1(S, p) - D]x \\ y' &= [\mu_2(S, p) - D]y \\ p' &= \alpha_1\mu_1(S, p)x + \alpha_2\mu_2(S, p)y - Dp. \end{cases}$$

Ce modèle a été proposé et étudié dans [7] dans le cas où les fonctions de

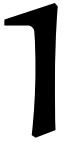
croissance sont de Monod. Le modèle avec $\alpha_2 = 0$ et la fonction de croissance μ_1 qui dépend seulement de la concentration en substrat, a été considéré par Hsu et Waltman dans [23]. Les auteurs ont démontré alors que le système possède un unique équilibre strictement positif de coexistence, mais qui est instable.

L'approche de [7] consistait à fixer les paramètres biologiques du modèle et examiner le comportement du modèle par rapport à la concentration d'entrée du substrat limitant et le taux de dilution du chimostat, qui sont des paramètres opératoires du modèle. Par calcul numérique, ces auteurs ont établi le « diagramme opératoire » du modèle : une variété de résultats possibles ont été présentés, sept au total, correspondant à sept régions du diagramme opératoire. Les considérations de stabilité étaient toutes locales.

Dans ce chapitre, nous étendons [7, 23] en considérant les fonctions de croissance plus générales. En utilisant la technique de la caractéristique à l'équilibre, nous déterminons les conditions d'existence des points d'équilibre, ainsi que leur stabilité locale. Nous montrons l'existence d'un ou de plusieurs équilibres strictement positifs de coexistence, qui peuvent être Localement Exponentiellement Stables (LES). Nous sommes en mesure de donner des théorèmes et des preuves de résultats globaux et précis. Nous étendons aussi l'étude [7] en décrivant théoriquement les différentes régions du diagramme opératoire. En particulier, nous donnons des conditions sur les paramètres biologiques pour lesquels huit régions sont apparues dans le diagramme opératoire. Le modèle présente plusieurs comportements possibles : exclusion compétitive de l'une des espèces, coexistence des espèces, bistabilité.

Enfin, nous présentons en annexe un rappel des principales notions et résultats que nous avons utilisés dans cette thèse.

LA COMPÉTITION DANS LE CHÉMOSTAT



1.1 Introduction

Un chémostat est un type particulier de bioréacteur. Un bioréacteur est une enceinte confinée où ont lieu des interactions biologiques. Plus précisément, un chémostat est un appareil de laboratoire dans lequel une ou plusieurs populations des micro-organismes (bactéries, phytoplancton, levures, etc.) sont mises en présence d'un substrat limitant et d'autres substrats non limitants pour se développer. On peut ainsi d'après les variations du substrat limitant, connaître l'influence de ce dernier sur la population cultivée. le chémostat est donc un modèle d'écosystème contrôlé dans lequel on peut quantifier précisément les relations entre un substrat et un organisme. Pour plus de détails sur le dispositif expérimental, voir [3].

Il existe trois modes de fonctionnement dans un bioréacteur :

1- Le mode fermé ou "batch" en anglais : L'entrée et la sortie sont nulles. On assiste à une décroissance exponentielle des micro-organismes.

2- Le mode semi-continu ou "fed-batch" en anglais : Seule la sortie est nulle. C'est le mode de fonctionnement préféré lorsque l'objectif est le contrôle de la population.

3- Le mode continu : C'est le mode de fonctionnement typique pour le chémostat : le débit de la sortie est égal au débit de l'entrée. Le volume est donc constant dans le réservoir.

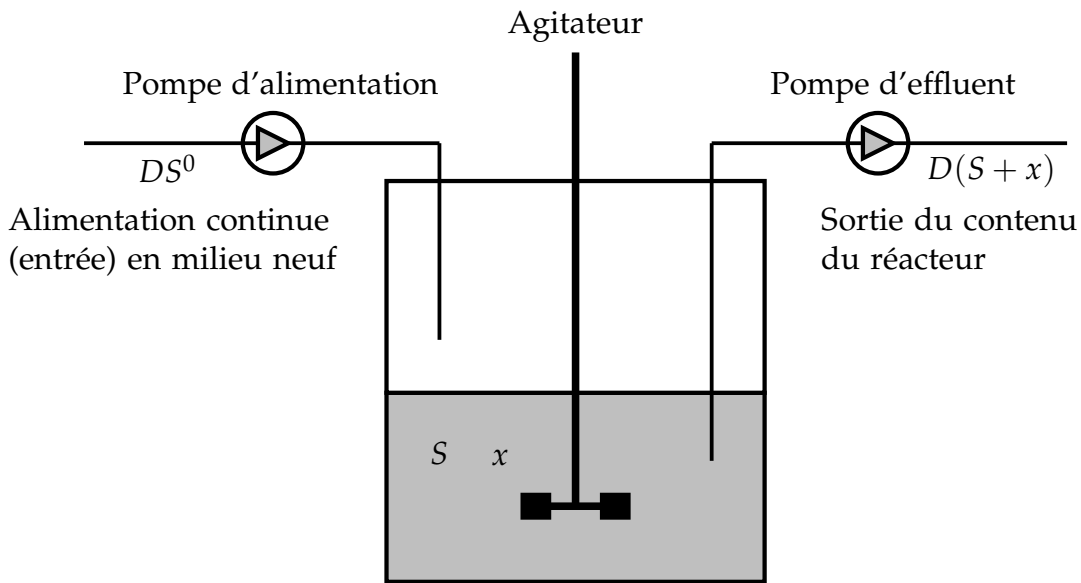
On place dans l'appareil du chémostat les micro-organismes que l'on veut étudier. Les substrats pénètrent dans le chémostat avec un débit volumique F , et une concentration d'entrée S^0 . Dans la suite on va s'intéresser au cas où le débit de la sortie est égal au débit de l'entrée et le volume du chémostat est maintenu constant. Si l'on note

$$D = \frac{F}{V}$$

on obtient un taux exprimé en 1/heure par exemple, que l'on nomme le *taux de dilution*. Pour une vue schématique du chémostat voir Fig.1.1.

1.2 Modèle du chémostat simple [3]

La modélisation doit prendre en compte deux aspects relatifs aux deux parties : physique et biologique. La partie physique décrit les flux de matières dus à la circulation de liquide ; et la partie biologique décrit les processus biologiques ayant lieu



Bioréacteur, son volume V constant

FIGURE 1.1 – Schéma d'un chémostat en mode continu. Le nutriment entre à un taux D et une concentration S^0 , les organismes x et le substrat S effluent au même taux D .

à l'intérieur du chémostat. Dans toute la suite, nous désignerons par $S(t)$ la concentration de substrat et $x(t)$ celle de micro-organisme à l'instant t (respectivement, S et x lorsqu'il n'y a pas d'ambiguïté possible).

Partie physique

Dans la chambre du réacteur, il n'y a pas d'arrivée d'organismes par le flux. La seule variation de la biomasse des organismes est donc le fait de la sortie, qui se fait au même taux D que l'entrée. On aura donc :

$$\frac{dx}{dt} = -Dx.$$

Pour le substrat, il faut tenir compte du substrat entrant dans le chémostat, à un taux de dilution D et à une concentration S^0 , et de la quantité de substrat présente dans la cuve, qui est vidée par dilution. Ainsi, on a :

$$\frac{dS}{dt} = DS^0 - DS.$$

Partie biologique

Les micro-organismes consomment le substrat pour leur croissance. Nous désignons par $f(S)$ le *taux de croissance* ou *fonction de croissance spécifique* des micro-organismes correspondant à la consommation d'une quantité S de substrat. Ainsi, on peut écrire :

$$\frac{dx}{dt} = f(S)x.$$

La consommation de substrat par les microorganismes entraîne une diminution de la quantité de substrat à un taux $\sigma(S)$ appelé *taux d'absorption*.

$$\frac{dS}{dt} = -\sigma(S)x.$$

En combinant les deux parties, physique et biologique, on obtient le modèle à une espèce de microorganismes :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - \sigma(S)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(S) - D)x. \end{cases}$$

Le rapport

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

décrit le rendement de conversion du substrat S en biomasse x . Dans toute la suite, on supposera que γ est constante ; c'est-à-dire que le taux de croissance est proportionnel au taux d'absorption. Cette constante de proportionnalité γ est appelée *taux de conversion* ou *rendement de croissance*. Le modèle s'écrit donc :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - \frac{f(S)}{\gamma}x \\ \frac{dx}{dt} = (f(S) - D)x. \end{cases} \quad (1.1)$$

A ce stade, nous ne ferons que deux hypothèses concernant la fonction f :

- (1) La fonction $f : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$ est localement lipschitzienne.
- (2) $f(0) = 0$ et $f(S) > 0$ pour tout $S > 0$.

La première hypothèse assure l'existence et l'unicité des solutions de (1.1) et la deuxième assure qu'en l'absence de substrat, il n'y a pas croissance. Cette absence de croissance se traduit par une absence de consommation du substrat.

Dans la littérature, il existe plusieurs classes de taux de croissance vérifiant ces hypothèses. Dans le paragraphe suivant, nous en citons quelques uns.

1.3 Taux de croissance

Nous étudions certains aspects quantitatifs de la croissance des cultures bactériennes en fonction de la concentration du nutriment, plusieurs classes de taux de croissance sont proposées. Nous citons l'exemple d'un taux de croissance linéaire en S

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

avec α un réel strictement positif. Cette fonction s'appelle aussi fonction de type Holling I. Plusieurs autres cinétiques sont utilisées dans la littérature et considèrent que le taux de croissance de la biomasse atteint un maximum, par exemple

- Loi de Monod :

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

avec m le taux de croissance maximal et K la constante de Michaelis-Menten (ou de demi-saturation puisqu'on a $f(K) = m/2$). Cette fonction s'appelle aussi fonction de type Holling II. Elle est nulle pour $S = 0$ et tend vers m lorsque la concentration en substrat devient "grande" devant K . Cette loi permet de rendre compte des phénomènes de saturation et de limitation (voir Fig. 1.2(a)).

- Loi de Haldane :

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

avec m et K , respectivement, le taux de croissance maximal et la constante de demi-saturation en absence d'inhibition et K_I la constante d'inhibition (voir Fig. 1.2(b)). Cette loi permet de rendre compte des phénomènes de saturation et d'inhibition par le substrat.

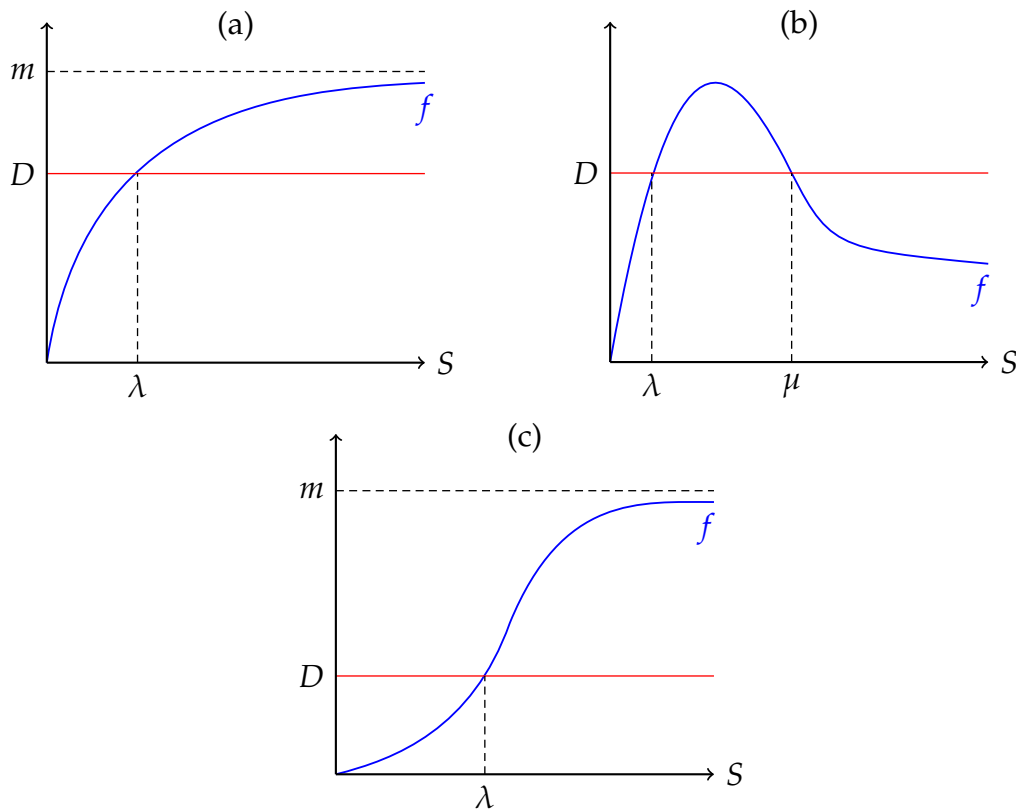


FIGURE 1.2 – Taux de croissance (a) : de type Monod ; (b) : de type Haldane ; (c) : de type Holling III.

- Loi de Holling type III :

$$f(S) = \frac{mS^2}{K^2 + S^2}$$

avec m le taux de croissance maximal et K la constante de demi-saturation.

La réponse fonctionnelle de Type Holling III (voir Fig. 1.2(c)) augmente tout d'abord lorsque la concentration en substrat est faible, puis ralentit lorsque le consommateur atteint la satiété. Elle est nulle pour $S = 0$.

Si f est de type Monod ou Holling III, et l'équation $f(S) = D$ admet une solution, alors nous notons cette solution par λ . C'est le seuil de croissance ou "break-even concentration" en anglais. Si f est de type Haldane et l'équation $f(S) = D$ admet deux solutions, alors nous notons ces solutions par λ et μ avec $\lambda < \mu$.

1.4 Propriétés mathématiques du modèle

Le modèle du chémostat (1.1) est défini sur le quadrant positif, nous rappelons pour cela quelques propriétés mathématiques (Pour plus de détails, voir [15]).

Dans toute cette section, nous supposons que la fonction f est de classe \mathcal{C}^1 , et est positive et nulle en 0. Premièrement, nous supposons qu'elle est strictement croissante puis nous introduisons aussi la possibilité de phénomènes d'inhibition en la supposant strictement croissante puis strictement décroissante.

- Sans perte de généralité, nous pouvons supposer que le taux de rendement est égal à 1 ($\gamma = 1$). Par conséquent, nous considérons le système

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - f(S)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(S) - D)x \end{cases} \quad (1.2)$$

- Comme l'on a supposé f de classe \mathcal{C}^1 (possède une dérivée continue), le seconde membre de (1.2) a des dérivées partielles continues et donc le Théorème d'existence et d'unicité des solutions s'applique (voir l'annexe A.1). Ainsi, le système (1.2) possède la propriété d'existence et d'unicité des solutions.

- L'axe horizontal est invariant. En effet, on peut facilement vérifier que pour toute valeur de $S(0)$ la fonction :

$$t \mapsto (S(t), x(t)) = (S^0 + (S(0) - S^0)e^{-Dt}, 0)$$

est solution de (1.2).

- Les solutions restent positives. Les systèmes biologiques de type du chémostat sont des systèmes dont les variables d'état doivent être positives. il faut s'assurer que pour des conditions initiales positives ou nulles, le système (1.2) reste positif ou nul. Pour cela il suffit de constater que :

$$S = 0 \implies \frac{dS}{dt} = DS^0 > 0$$

et donc aucune trajectoire ne peut quitter l'orthant positif \mathbb{R}_+^2 en traversant le demi-axe vertical. D'autre part, comme le demi-axe horizontal est une trajectoire et que deux trajectoires ne peuvent pas se couper à cause de l'unicité des solutions, aucune trajectoire ne peut quitter l'orthant positif \mathbb{R}_+^2 en traversant le demi-axe horizontal.

• L'ensemble $\Omega = \{(S, x) \in \mathbb{R}^2 : S \geq 0, x \geq 0, S + x = S^0\}$ est positivement invariant et attracteur de toutes les solutions du système (1.2). En effet, en considérant la quantité $z = S + x$, puis en dérivant, on a :

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= \frac{dS}{dt} + \frac{dx}{dt} = (S^0 - S)D - f(S)x + f(S)x - Dx \\ &= D(S^0 - S) - Dx = D(S^0 - z). \end{aligned}$$

Ainsi,

$$z(t) = S^0 + (z(0) - S^0)e^{-Dt} \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} z(t) = S^0. \quad (1.3)$$

D'où $z \leq \max(S^0, z(0))$ pour tout $(S, x) \in \mathbb{R}_+^2$. Par suite, pour toute condition initiale positive, toutes les trajectoires du système (1.2) sont bornées. En outre, l'ensemble Ω est attracteur de toutes les trajectoires dans \mathbb{R}_+^2 . Sur cet ensemble, puisque $S + x = S^0$ on peut remplacer S par $S^0 - x$ dans la seconde équation de (1.2), ce qui donne l'équation différentielle en x :

$$\frac{dx}{dt} = [f(S^0 - x) - D]x \quad (1.4)$$

dont le comportement simple est connu dès lors que l'on connaît le graphe de la fonction $x \mapsto \varphi(x) = (f(S^0 - x) - D)x$. Le comportement asymptotique de la solution du système (1.2) est le même que celui du système réduit (1.4).

• Les équilibres (appelés aussi régimes permanents, états stationnaires, ...) s'obtiennent en résolvant le système algébrique

$$\begin{cases} 0 = (S^0 - S)D - f(S)x \\ 0 = (f(S) - D)x. \end{cases} \quad (1.5)$$

De la deuxième équation on déduit

$$x = 0 \quad \text{ou} \quad f(S) = D$$

d'où l'on déduit l'équilibre $(S^0, 0)$, dit équilibre de "lessivage". Les autres équilibres sont les couples (S^*, x^*) où S^* est solution de l'équation $f(S) = D$ et $x^* = S^0 - S^*$.

A partir de maintenant, afin de poursuivre la discussion sur les équilibres, il faut avoir des informations sur la fonction f . Pour cela nous allons faire des hypothèses sur la fonction f et examiner le cas où il n'y a pas d'inhibition par le substrat, c'est-à-dire que la fonction f est strictement croissante, et celui où il y a inhibition, c'est-à-dire que la fonction f est strictement croissante puis strictement décroissante.

1.4.1 La fonction f est monotone et bornée

Nous supposons que la fonction f est de classe \mathcal{C}^1 et satisfait les conditions suivantes :

(H1) : f est définie pour $S \geq 0$ et est bornée.

(H2) : $f(0) = 0$ et $f'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Cette fonction est appelée de type "Monod" (voir Fig. 1.2(a)). La bornitude rend compte du fait que le microorganisme ne peut absorber plus qu'une certaine quantité de nutriment.

Les équilibres

Les équilibres sont les couples (S^*, x^*) pour lesquels les dérivées S' et x' sont nulles.

- L'équilibre de lessivage :

$$E_0(S^0, 0).$$

- L'équilibre strictement positif. Lorsque $D < \lim_{S \rightarrow +\infty} f(S)$, nous notons par $\lambda(D)$ l'unique solution de l'équation $f(S) = D$. Sinon, on pose $\lambda = +\infty$. Si $\lambda < S^0$ alors le système (1.2) admet un deuxième équilibre. En effet, en l'état stationnaire λ tel que $f(\lambda) = D$, la première équation s'écrit

$$0 = (S^0 - \lambda)D - Dx$$

d'où l'on déduit que

$$x^* = S^0 - \lambda$$

qui est bien strictement positif car $\lambda < S^0$. Le régime permanent correspondant est l'équilibre strictement positif :

$$E_1(\lambda, S^0 - \lambda).$$

Stabilité locale des équilibres

On sait qu'un équilibre est localement exponentiellement stable (LES) si les valeurs propres de la matrice jacobienne en ce point sont toutes à partie réelle strictement négative. La matrice jacobienne du système (1.2) en E^* est égale à

$$J = \begin{bmatrix} -D - f'(S^*)x^* & -f(S^*) \\ f'(S^*)x^* & f(S) - D \end{bmatrix}.$$

- La matrice jacobienne en $E_0(S^0, 0)$ est

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f(S^0) \\ 0 & f(S^0) - D \end{bmatrix}.$$

Les deux valeurs propres sont $-D$ et $f(S^0) - D$. Ainsi, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable (LES) si et seulement si $D > f(S^0)$.

- Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire, $\lambda < S^0$. La matrice jacobienne en $E_1(\lambda, S^0 - \lambda)$ est

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda)f'(\lambda) & -D \\ (S^0 - \lambda)f'(\lambda) & 0 \end{bmatrix}.$$

La trace est strictement négative et le déterminant est strictement positif. Donc les valeurs propres sont toutes les deux de partie réelle strictement négative. On en déduit que E_1 est localement asymptotiquement stable : cet équilibre attire toutes les solutions voisines. En réalité il attire toutes les solutions positives. Ces résultats sont résumés dans le tableau suivant :

	E_0	E_1
$\lambda > S^0$	LES	N'existe pas
$\lambda < S^0$	Instable	LES

TABLE 1.1 – Les équilibres et leur nature dans le cas où f est de "type Monod".

Stabilité globale

Dans cette section, nous étudions la stabilité globale des équilibres de (1.2). Soit $z = S + x$, on a vu précédemment que pour toute condition initiale positive, toutes les trajectoires du système (1.2) sont bornées, et l'ensemble Ω est attracteur de toutes les trajectoires. En utilisant (1.3), le système (1.2) est équivalent au système asymptotiquement autonome (voir annexe A.12)

$$\frac{dx}{dt} = [f(z(t) - x) - D]x$$

dont le système limite est

$$\frac{dx}{dt} = [f(S^0 - x) - D]x. \quad (1.6)$$

Le système (1.6) est défini sur l'ensemble $\Delta = \{x \in \mathbb{R}_+ : x \leq S^0\}$. On peut appliquer le résultat de Thieme (voir annexe A.8) et conclure que le comportement asymptotique de la solution du système (1.2) est le même que celui du système réduit (1.6).

Les équilibres du système (1.6) sont

$$x_0 = 0 \quad \text{et} \quad x_1 = S^0 - \lambda.$$

Proposition 1.4.1

- Si $\lambda > S^0$, alors l'équilibre de lessivage E_0 de (1.2) est globalement asymptotiquement stable dans l'orthant positif.
- Si $\lambda < S^0$, alors l'équilibre E_1 de (1.2) est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec $x(0) > 0$.

Démonstration. Si $\lambda > S^0$, alors toute solution de (1.6) tend vers $x_0 = 0$, et si $\lambda < S^0$, alors toute solution de condition initiale $x(0) > 0$ tend vers $x_1 = S^0 - \lambda$. En appliquant le résultat de Thieme (voir annexe A.8), on déduit que si $\lambda > S^0$, E_0 est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (1.2), et si $\lambda < S^0$, E_1 est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (1.2). \square

1.4.2 La fonction f n'est pas monotone

Si la fonction f est strictement croissante pour les petites valeurs de S , qu'elle atteint son maximum pour $S = \bar{S}$ puis qu'elle décroît vers 0 pour $S > \bar{S}$, on dit

qu'il y a inhibition par le substrat. Dans ce cas l'équation $f(S) = D$ peut avoir 0, 1 ou 2 solutions.

Nous supposons maintenant que la fonction f est de classe C^1 et satisfait les conditions suivantes :

(H3) : f est définie pour $S \geq 0$ et positive.

(H4) : $f(0) = 0$.

(H5) : il existe \bar{S} tel que $f'(S) > 0$ pour tout $0 \leq S < \bar{S}$ et $f'(S) < 0$ pour tout $S > \bar{S}$.

(H6) : $\lim_{S \rightarrow +\infty} f(S) = 0$.

Cette fonction est appelée de type "Haldane"(voir Fig. 1.2(b)).

Comme exemple d'une telle fonction on a la fonction de Haldane qui est :

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

où m , K et K_I sont des constantes positives. Lorsque la constante d'inhibition K_I tend vers l'infini, la fonction de Haldane tend vers la fonction de Monod. Dans le cas où $D < f(\bar{S})$, l'équation $f(S) = D$ possède deux solutions que nous notons λ et μ avec $\lambda < \mu$ (voir Fig. 1.2(b)). Si $D > f(\bar{S})$ on pose $\lambda = +\infty$.

Les équilibres

Comme dans le cas précédent, les équilibres sont les couples (S^*, x^*) pour lesquels les dérivées sont nulles.

- L'équilibre de lessivage :

$$E_0(S^0, 0).$$

- Les équilibres strictement positifs. Si $\lambda < S^0$, on a l'équilibre :

$$E_1(\lambda, S^0 - \lambda).$$

Si $\mu < S^0$, on a de plus l'équilibre :

$$\bar{E}_1(\mu, S^0 - \mu).$$

Stabilité locale des équilibres

Comme dans le cas précédent, les matrices jacobiennes pour les trois équilibres E_0 , E_1 et \bar{E}_1 sont données respectivement par :

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f(S^0) \\ 0 & f(S^0) - D \end{bmatrix},$$

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda)f'(\lambda) & -D \\ (S^0 - \lambda)f'(\lambda) & 0 \end{bmatrix},$$

et

$$J(\bar{E}_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \mu)f'(\mu) & -D \\ (S^0 - \mu)f'(\mu) & 0 \end{bmatrix}.$$

La différence entre $J(E_1)$ et $J(\bar{E}_1)$ est le fait que dans la première on a $f'(\lambda) > 0$ et dans la deuxième $f'(\mu) < 0$, ce qui change la nature des équilibres.

On distingue trois cas :

- Si $S^0 < \lambda$, le système possède un seul équilibre : l'équilibre de lessivage $E_0(S^0, 0)$, qui est localement exponentiellement stable (LES).
- Si $\lambda < S^0 < \mu$, le système possède deux équilibres : l'équilibre de lessivage $E_0(S^0, 0)$, qui est instable, et l'équilibre $E_1(\lambda, S^0 - \lambda)$, qui est localement exponentiellement stable (voir Fig. 1.4(b)).
- Si $\mu < S^0$, le système possède trois équilibres : l'équilibre de lessivage $E_0(S^0, 0)$, qui est localement exponentiellement stable ; l'équilibre $E_1(\lambda, S^0 - \lambda)$, qui est localement exponentiellement stable aussi ; ainsi que l'équilibre $\bar{E}_1(\mu, S^0 - \mu)$, qui est instable : c'est un point selle dont les séparatrices stables séparent le quadrant positif en deux régions qui sont les bassins d'attraction de chacun des équilibres E_0 et E_1 ; on dit qu'il y a bistabilité (voir Fig. 1.4(b)).

Ces résultats sont résumés dans le tableau suivant :

	E_0	E_1	\bar{E}_1
$\lambda > S^0$	LES	N'existe pas	N'existe pas
$\lambda < S^0 < \mu$	Instable	LES	N'existe pas
$\mu < S^0$	LES	LES	Instable

TABLE 1.2 – Les équilibres et leur nature dans le cas où f est de "type Haldane".

Diagrammes opératoires

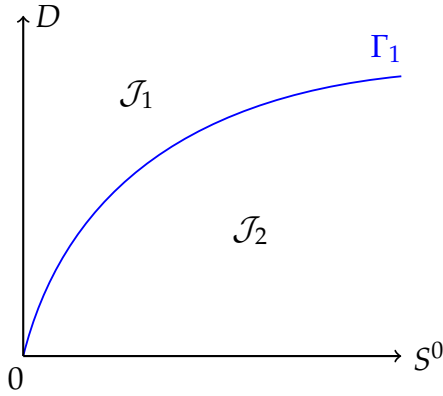
Notre objectif maintenant est de décrire les diagrammes opératoires. Le diagramme opératoire que nous considérons montre comment le modèle se comporte lorsque nous modifions les deux paramètres de contrôle D et S^0 dans le système (1.2).

Nous avons vu que le comportement asymptotique du modèle dépend des relations entre S^0 , $\lambda(D)$ et $\mu(D)$ qui sont résumées dans les Tableaux 1.1 et 1.2. Ainsi on peut présenter les différentes possibilités de la stabilité des points d'équilibre dans l'espace de paramètres (D, S^0) .

Cas(a) : la fonction f de type Monod

Notons d'abord que la condition $\lambda(D) < S^0$ de l'existence et stabilité de l'équilibre E_1 dans la Proposition 1.4.1 est équivalent à $D < f(S^0)$. Soit Γ_1 la courbe d'équation $D = f(S^0)$. D'après le Tableau 1.1, la courbe Γ_1 est la frontière pour

laquelle E_1 existe et LES (l'équilibre E_1 existe est LES en dessous de la courbe Γ_1 , voir Fig. 1.3) et en même temps E_0 est LES (E_0 LES au-dessus de la courbe Γ_1). Par conséquent, la courbe Γ_1 sépare le plan opératoire (D, S^0) en deux régions distinctes, comme illustré sur la Fig. 1.3 ci-dessous, étiquetées \mathcal{J}_1 et \mathcal{J}_2 .

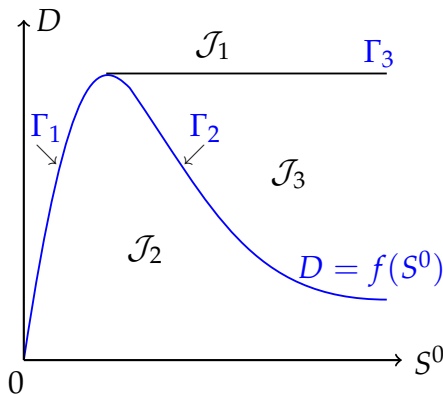


Conditions	Regions	E_0	E_1
$\lambda(D) > S^0$	\mathcal{J}_1	S	
$\lambda(D) < S^0$	\mathcal{J}_2	I	S

TABLE 1.3 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.3.

FIGURE 1.3 – Diagramme opératoire du système (1.2) où f de type Monod.

Cas(b) : la fonction f de type Haldane



Conditions	Regions	E_0	E_1	E_2
$\lambda(D) > S^0$	\mathcal{J}_1	S		
$\lambda(D) < S^0 < \mu(D)$	\mathcal{J}_2	I	S	
$\mu(D) < S^0$	\mathcal{J}_3	S	S	I

TABLE 1.4 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.4.

FIGURE 1.4 – Diagramme opératoire du système (1.2) où f de type Haldane.

Notons d'abord que la courbe d'équation $D = f(S^0)$ est simplement l'union des graphes des fonctions $S^0 = \lambda(D)$ et $S^0 = \mu(D)$. Soient Γ_1 et Γ_2 les courbes d'équations $S^0 = \lambda(D)$ et $S^0 = \mu(D)$, respectivement. Soit Γ_3 la ligne horizontale définie par :

$$\Gamma_3 = \{(D, S^0) : D = \bar{D}, S^0 > \bar{S}\},$$

où $(S^0 = \bar{S}, D = \bar{D})$ est un point maximum de la courbe de la fonction f . les courbes Γ_1 et Γ_3 sont les frontières pour lesquelles E_1 existe et LES (l'équilibre E_1 existe est LES dans la région $\mathcal{J}_2 \cup \mathcal{J}_3$ délimitée par ces courbes, voir Fig. 1.4) et en même temps E_0 est LES (E_0 LES dans la région \mathcal{J}_1). les courbes Γ_2 et Γ_3 sont les frontières pour lesquelles \bar{E}_1 existe (l'équilibre \bar{E}_1 existe dans la région \mathcal{J}_3 délimitée

par ces courbes, voir Fig. 1.4). Dans la région \mathcal{J}_3 , le système présente une bi-stabilité de E_1 et E_0 .

1.5 Compétition dans le chemostat

Dans ce paragraphe, nous considérons n espèces de micro-organismes ($n \geq 2$) dans un chémostat, qui sont en compétition pour un seul substrat limitant pour leur croissance. Il s'agit d'une généralisation à plusieurs espèces du modèle (1.2) présenté précédemment. Le modèle s'écrit [5, 17, 18] :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - \sum_{i=1}^n f_i(S)x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = (f_i(S) - D)x_i, \quad i = 0 \dots n \end{cases} \quad (1.7)$$

où $x_i(t)$ désigne la concentration de l'espèce i et n est le nombre d'espèces. La fonction $f_i(S)$ représente le taux de croissance de l'espèce i . Comme précédemment, nous supposons, sans perte de généralité, que les coefficients de rendement γ_i sont égaux à 1.

La grande question qu'il faut se poser est que les espèces exploitant une ressource limitante unique, peuvent-elles cohabiter? si c'est bien le cas, on parle de coexistence; sinon, la plus compétitive des n espèces finira à plus ou moins long terme par éliminer les autres, on parle d'exclusion. Dans le cadre du chémostat, la ressource est bien entendu le substrat. La notion de coexistence peut se définir en termes de permanence. On considère maintenant deux espèces microbiennes x et y en compétition sur un seul substrat limitant S . Le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - f_1(S)x - f_2(S)y \\ \frac{dx}{dt} = (f_1(S) - D)x \\ \frac{dy}{dt} = (f_2(S) - D)y \end{cases} \quad (1.8)$$

Nous commençons par déterminer les points d'équilibre du système (1.8).

1.5.1 Cas où les fonctions de croissance sont monotones

Nous supposons ici que les fonctions de croissance f_i , $i = 1, 2$ satisfont les hypothèses (H1) et (H2). (page 10)

Existence des points d'équilibre

Rappelons que nous avons mentionné précédemment cette définition du seuil de croissance.

Définition 1.1 [15] Pour un taux de dilution D fixé, on appelle seuil de croissance $\lambda_i(D)$ pour l'espèce i la concentration S (si elle existe) qui vérifie $f_i(S) = D$. S'il n'existe pas de solution à cette équation, on pose par convention $\lambda_i(D) = +\infty$.

Comme la fonction f_i est strictement croissante pour $i = 1, 2$, alors nous notons par :

$$\lambda_1(D) = f_1^{-1}(D) \quad \text{et} \quad \lambda_2(D) = f_2^{-1}(D).$$

Le système (1.8) admet les points d'équilibre suivants :

- L'équilibre de lessivage, $E_0(S^0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- L'équilibre d'extinction de y , $E_1(\lambda_1, S^0 - \lambda_1, 0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$.
- L'équilibre d'extinction de x , $E_2(\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$.

Stabilité locale des équilibres

Dans la suite on se propose d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système (1.8). Nous supposons alors que tous les points d'équilibre sont hyperboliques, c'est-à-dire, leur stabilité est déterminée par leur linéarisation.

- À l'équilibre de lessivage E_0 , la matrice jacobienne du système (1.8) s'écrit

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f_1(S^0) & -f_2(S^0) \\ 0 & f_1(S^0) - D & 0 \\ 0 & 0 & f_2(S^0) - D \end{bmatrix}.$$

La structure triangulaire de cette matrice donne les valeurs propres sur la diagonale. Ainsi, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$; ce qui est équivalent à $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$.

- Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire, $\lambda_1 < S^0$. À l'équilibre E_1 , la matrice jacobienne du système (1.8) est la suivante

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda_1)f_1'(\lambda_1) & -D & -f_2(\lambda_1) \\ (S^0 - \lambda_1)f_1'(\lambda_1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(\lambda_1) - D \end{bmatrix}.$$

Cette matrice est décomposée par blocs, où la sous-matrice 2×2 constituée par les deux premières lignes et les deux premières colonnes correspond à celle du modèle du chémostat simple pour l'équilibre de non-lessivage de l'espèce 1, dont les deux valeurs propres sont strictement négatives comme pour l'étude précédente. L'autre valeur propre est $f_2(\lambda_1) - D$. Alors, l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f_2(\lambda_1) < D$; ce qui est équivalent à $\lambda_1 < \lambda_2$.

- De la même manière, on peut facilement vérifier que l'équilibre E_2 , sous la condition d'existence $\lambda_2 < S^0$, est localement exponentiellement stable lorsque $\lambda_2 < \lambda_1$.

Le Tableau 1.5 résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité locale des équilibres de (1.8) :

Équilibres	Existence	LES
E_0	Toujours	$\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$
E_1	$\lambda_1 < S^0$	$\lambda_1 < \lambda_2$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$\lambda_2 < \lambda_1$

TABLE 1.5 – Existence et stabilité locale des équilibres du système (1.8).

Nous avons donc établi un résultat mathématique sur l'exclusion compétitive à l'équilibre.

Proposition 1.5.1 [35] *Supposons que (H1) et (H2) sont satisfaites. Lorsque les seuils de croissance $\lambda_i(D)$, $i = 1, 2$ sont distincts, alors on a ce qui suit :*

- *Si $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$, l'équilibre de lessivage E_0 est le seul équilibre du système (1.8), et il est localement exponentiellement stable.*
- *Si $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$, alors l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable, et les autres équilibres sont instables.*
- *Si $\lambda_2 < \lambda_1 < S^0$, alors l'équilibre E_2 est localement exponentiellement stable, et les autres équilibres sont instables.*

Stabilité globale

Nous allons maintenant étudier la stabilité globale des équilibres de (1.8). Soit $z = S + x + y$. Alors

$$\frac{dz}{dt} = D(S^0 - z).$$

Nous en déduisons alors que

$$z(t) = S^0 + (z(0) - S^0)e^{-Dt} \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} z(t) = S^0. \quad (1.9)$$

Ensuite, on peut écrire

$$z(t) \leq \max(S^0, z(0)) \quad \text{pour tout} \quad t \geq 0.$$

Ainsi, toutes les trajectoires du système (1.8) sont bornées, et l'ensemble

$$\Omega = \{(S, x, y) \in \mathbb{R}^3 : S \geq 0, x \geq 0, y \geq 0, S + x + y = S^0\}$$

est attracteur de toutes les trajectoires. En utilisant (1.9), le système (1.8) est équivalent au système asymptotiquement autonome

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = [f_1(z(t) - x - y) - D]x \\ \frac{dy}{dt} = [f_2(z(t) - x - y) - D]y \end{cases}$$

dont le système limite est

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = [f_1(S^0 - x - y) - D]x \\ \frac{dy}{dt} = [f_2(S^0 - x - y) - D]y. \end{cases} \quad (1.10)$$

Le système (1.10) est défini sur l'ensemble $\Delta = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : x + y \leq S^0\}$. L'étude du portrait de phase de ce système réduit sur Δ montre qu'il existe seulement des noeuds stables, des noeuds instables, des points selles et qu'il n'existe pas de trajectoires joignant deux points selles (voir, par exemple, section 1.5 dans [35]). Ainsi, nous pouvons appliquer le résultat de Thieme (voir annexe A.8) et conclure que le comportement asymptotique de la solution du système (1.8) est le même que celui du système réduit (1.10).

Les équilibres du système (1.10) sont

$$\mathbb{E}_0 = (0, 0), \quad \mathbb{E}_1 = (x_1, 0), \quad \mathbb{E}_2 = (0, y_2)$$

avec $x_1 = S^0 - \lambda_1$ et $y_2 = S^0 - \lambda_2$. Le lemme suivant montre que le système (1.10) n'admet pas d'orbites périodiques à l'intérieur de Δ .

Lemme 1.5.1 *Le système (1.10) n'a pas d'orbites périodiques à l'intérieur de Δ .*

Démonstration. En faisant le changement de variable $\zeta_1 = \ln(x)$ et $\zeta_2 = \ln(y)$, dont les dérivées par rapport au temps sont $\zeta_1' = x'/x$ et $\zeta_2' = y'/y$, on obtient alors le système suivant :

$$\begin{cases} \zeta_1' = k_1(\zeta_1, \zeta_2) := f_1(S^0 - e^{\zeta_1} - e^{\zeta_2}) - D \\ \zeta_2' = k_2(\zeta_1, \zeta_2) := f_2(S^0 - e^{\zeta_1} - e^{\zeta_2}) - D. \end{cases} \quad (1.11)$$

Nous avons

$$\frac{\partial k_1}{\partial \zeta_1} + \frac{\partial k_2}{\partial \zeta_2} = -e^{\zeta_1} \frac{\partial f_1}{\partial S} - e^{\zeta_2} \frac{\partial f_2}{\partial S} < 0,$$

alors d'après le critère de Dulac (voir l'annexe A.4), on déduit que le système (1.11) n'a pas de trajectoires périodiques. Par conséquent (1.10) n'a pas d'orbites périodiques dans Δ . \square

Supposons maintenant que λ_1 est le plus petit seuil de croissance et que celui-ci est inférieur à S^0 pour assurer l'existence de l'équilibre E_1 . Nous allons montrer le résultat global suivant :

Proposition 1.5.2 [35] *Si $\lambda_1 < \min(S^0, \lambda_2)$, alors l'équilibre E_1 du système (1.2) existe et est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec $x(0) > 0$.*

Démonstration. les conditions d'existence et de stabilité de \mathbb{E}_0 , \mathbb{E}_1 et \mathbb{E}_2 sont celles de E_0 , E_1 et E_2 , respectivement, données dans le tableau 1.5. Ainsi, si $\lambda_1 < \min(S^0, \lambda_2)$, alors d'après le tableau 1.5, les équilibres \mathbb{E}_0 et \mathbb{E}_2 sont instables, l'équilibre \mathbb{E}_1 est LES. Pour prouver la proposition, il reste seulement à montrer que c'est un attracteur global.

On a $x + y \leq \max(S^0, x(0) + y(0))$ pour tout $(x, y) \in \mathbb{R}_+^2$. Alors, pour toute condition initiale positive, les solutions du système (1.11) sont positivement bornées et par suite les ensembles ω -limites sont des compacts non vides. En utilisant le théorème de Poincaré-Bendixson (voir l'annexe A.4), ces ensembles limites sont soit des points d'équilibre, soit des orbites périodiques, soit des polycycles. Nous montrons maintenant que l'ensemble ω -limite (que nous convenons de noter ici ω) ne peut contenir aucun point de l'axe $x = 0$. la variété stable de \mathbb{E}_0 est l'origine $(0, 0)$ si \mathbb{E}_2 existe ou l'axe des y si \mathbb{E}_2 n'existe pas. Si \mathbb{E}_2 existe, sa variété stable est l'axe des y . Puisque la condition initiale de la solution $(x(t), y(t))$ n'appartient à aucune de ces variétés stables, alors ω ne peut être l'un des deux équilibres \mathbb{E}_0 et \mathbb{E}_2 . De plus ω ne peut contenir aucun de ces points d'équilibre d'après le Théorème de Butler-McGehee [11, Lemma A1]. Maintenant, si ω contient un point de l'axe $x = 0$ alors, par l'invariance de ω , il doit contenir l'un des équilibres \mathbb{E}_0 ou E_2 ou une trajectoire non bornée. Comme aucune de ces alternatives n'est possible, alors ω ne peut contenir aucun point de l'axe $x = 0$. S'il ne contient pas le point \mathbb{E}_1 alors, d'après le théorème de Poincaré-Bendixson, les solutions convergent vers un cycle, et d'après le lemme A.4, on ne peut pas avoir dans l'ensemble ω une orbite périodique. Par conséquent, il contient le point \mathbb{E}_1 , et comme \mathbb{E}_1 est LES alors $\omega = \{\mathbb{E}_1\}$. Finalement, en appliquant le résultat de Thieme (voir annexe A.8) on conclut que E_1 est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (1.2); ce qui achève la preuve de la proposition. \square

Diagramme opératoire

Comme nous l'avons mentionné précédemment, nous considérons le diagramme opératoire qui résume les différentes possibilités d'existence et stabilité des équilibres dans le plan opératoire (D, S^0) . Nous supposons que les fonctions de croissance $f_i, i = 1, 2$ satisfont les hypothèses (H1),(H2). (page 10)

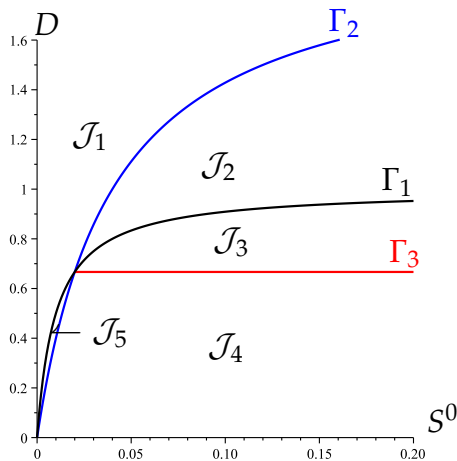
Pour chaque $i = 1, 2$, la condition $\lambda_i(D) < S^0$ de l'existence de l'équilibre E_i dans la Proposition 1.5.1 est équivalent à $D < f_i(S^0)$ et la condition $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$ de la stabilité de l'équilibre E_1 est équivalent à $f_1^{-1}(D) < f_2^{-1}(D)$.

Soit Γ_1 et Γ_2 les courbes des équations $S^0 = \lambda_1(D)$ et $S^0 = \lambda_2(D)$, respectivement. Soit Γ_3 la droite d'équation $\lambda_1(D) = \lambda_2(D)$.

Sur la Fig. 1.5, on définit trois régions :

- Dans la région \mathcal{J}_1 , l'équilibre de lessivage E_0 est le seul équilibre du système puisque l'on a $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$. De plus, cet équilibre est LES.
- Dans la région $\mathcal{J}_2 \cup \mathcal{J}_3$, E_2 est le seul équilibre LES puisqu'on a $\lambda_2(D) < \lambda_1(D)$ et lorsque E_1 existe, il est instable.
- Dans la région $\mathcal{J}_4 \cup \mathcal{J}_5$, E_1 est le seul équilibre LES puisqu'on a $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$.

Le Tableau 1.6 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0, E_1 et E_2 dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.5.



Regions	E_0	E_1	E_2
\mathcal{J}_1	S		
\mathcal{J}_2	I		S
\mathcal{J}_3	I	I	S
\mathcal{J}_4	I	S	I
\mathcal{J}_5	I	S	

TABLE 1.6 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.5.

FIGURE 1.5 – Diagramme opératoire du système (1.8) où les fonctions f_1 et f_2 sont monotones.

1.5.2 Cas où les fonctions de croissance ne sont pas monotones

Nous étudions le modèle (1.8) en prenant en considération des fonctions de croissance plus générales. Nous considérons ainsi des taux de croissance non monotones qui sont strictement croissantes puis strictement décroissantes. Plus précisément, on suppose que les taux de croissance f_i , $i = 1, 2$ satisfont les hypothèses (H3), (H4), (H5) et (H6). (page 13)

Existence des points d'équilibre

Les équilibres du système sont donc l'équilibre de lessivage E_0 et les équilibres pour lesquels $f_i(S^*) = D$. Maintenant, il existe deux façons d'obtenir l'égalité $f_i(S^*) = D$: les équilibres E_i lorsque $\lambda_i < S^0$ et les équilibres \bar{E}_i ou les variables S_i et x_i sont μ_i et $S^0 - \mu_i$, lorsque $\mu_i < S^0$.

Ainsi, le système (1.8) admet les points d'équilibre suivants :

- L'équilibre de lessivage, $E_0(S^0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- L'équilibre, $E_1(\lambda_1, S^0 - \lambda_1, 0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$.
- L'équilibre, $\bar{E}_1(\mu_1, S^0 - \mu_1, 0)$, qui existe si et seulement si $\mu_1 < S^0$.
- L'équilibre, $E_2(\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$.
- L'équilibre, $\bar{E}_2(\mu_2, 0, S^0 - \mu_2)$, qui existe si et seulement si $\mu_2 < S^0$.

Stabilité locale des équilibres

La stabilité locale des points d'équilibre E_0 , E_1 et E_2 est la même que celle de la section précédente. Dans la suite, nous étudions la stabilité locale des points d'équilibre $\bar{E}_1(\mu_1, S^0 - \mu_1, 0)$ et $\bar{E}_2(\mu_2, 0, S^0 - \mu_2)$ lorsqu'ils existent, dans le cas où les taux de croissance f_i ne sont pas monotones. L'étude de la stabilité locale de \bar{E}_2 est la même que celle de \bar{E}_1 . La matrice jacobienne en \bar{E}_1 est donnée par :

$$J(\bar{E}_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \mu_1)f_1'(\mu_1) & -D & -f_2(\mu_1) \\ (S^0 - \mu_1)f_1'(\mu_1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(\mu_1) - D \end{bmatrix}.$$

Comme $f_1'(\mu_1) < 0$, alors $-(S^0 - \mu_1)f_1'(\mu_1)$ est une valeur propre strictement positive. Ainsi l'équilibre \bar{E}_1 (lorsqu'il existe) ne peut être stable. La stabilité locale des équilibres du système (1.8) est donnée par le résultat suivant.

Proposition 1.5.3 [15] *Supposons que (H3), (H4), (H5) et (H6) sont satisfaites. Lorsque les valeurs $\lambda_1(D)$ ou $\mu_1(D)$ ne coïncident pas avec les valeurs $\lambda_2(D)$ ou $\mu_2(D)$ ou S^0 , alors on a :*

- Si $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$, alors l'équilibre de lessivage E_0 est LES.
- L'équilibre E_1 (lorsqu'il existe) est LES si et seulement si $f_2(\lambda_1) < D$, c'est-à-dire $\lambda_1 < \lambda_2$ ou $\lambda_1 > \mu_2$.
- L'équilibre E_2 (lorsqu'il existe) est LES si et seulement si $f_1(\lambda_2) < D$, c'est-à-dire $\lambda_2 < \lambda_1$ ou $\lambda_2 > \mu_1$.
- Les équilibres \bar{E}_1 et \bar{E}_2 lorsqu'ils existent, sont toujours instables.

Remarquons que l'équilibre E_2 est stable lorsque $\lambda_2 > \mu_1$. On retrouve ainsi que l'équilibre E_1 correspondant au plus petit lambda ($\lambda_1 < \lambda_2$) est stable. Mais, contrairement au cas où les fonctions f_i sont monotones, il y a possibilité d'obtenir la stabilité des deux équilibres E_1 et E_2 lorsque $\lambda_2 \notin]\lambda_1, \mu_1[$. Cette situation revient à exiger que l'union $]\lambda_1, \mu_1[\cup]\lambda_2, \mu_2[$ ne soit pas un intervalle mais une union de deux intervalles disjoints (voir Fig. 1.6(b)).

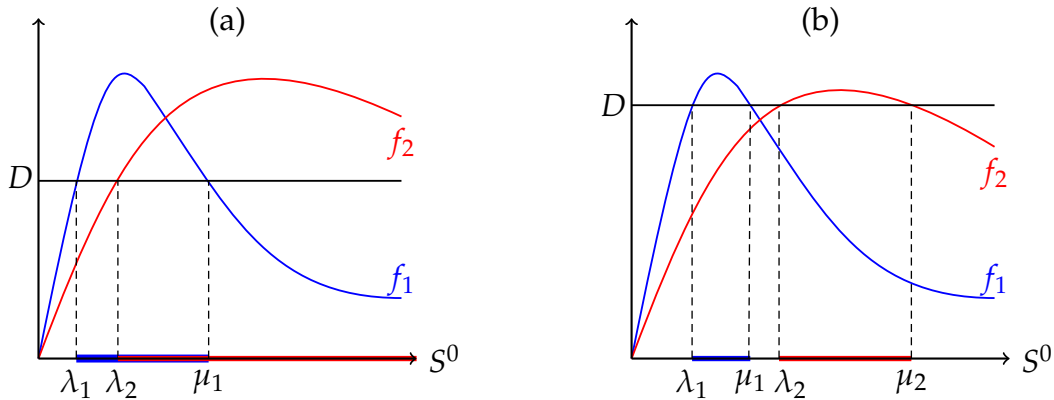


FIGURE 1.6 – Exemple où les intervalles $]\lambda_1, \mu_1[$ et $]\lambda_2, \mu_2[$ peuvent (a) : ne pas être disjoints; (b) : être disjoints.

Nous avons, de façon analogue au cas des fonctions monotones, la proposition suivante.

Proposition 1.5.4 [15] *Soit l'ensemble*

$$\xi(S^0, D) =]\lambda_1, \mu_1[\cup]\lambda_2, \mu_2[\cap]0, S^0[.$$

- L'équilibre de lessivage E_0 est LES lorsque $S^0 \notin \xi(S^0, D)$.

— Lorsque $\xi(S^0, D)$ est non vide et s'écrit comme union de deux intervalles disjoints :

$$\xi(S^0, D) =]\lambda_1, \min(\mu_1, S^0)[\cup]\lambda_2, \min(\mu_2, S^0)[,$$

alors le système (1.8) admet deux équilibres E_1 et E_2 , qui sont LES.

— Lorsque $\xi(S^0, D)$ est non vide et s'écrit sous forme d'un seul intervalle :

$$\xi(S^0, D) =]\lambda_i, \min(\mu_i, S^0)[, \quad i = 1, 2$$

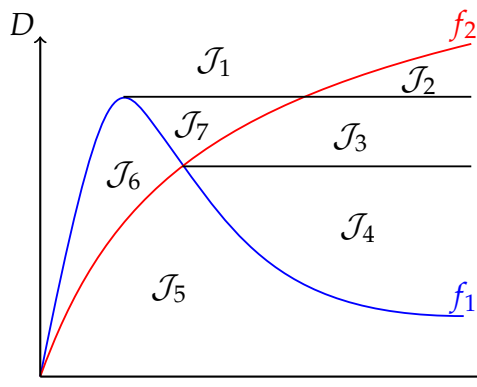
alors le système (1.8) admet l'équilibres E_i , qui est LES.

Notons que lorsque le système admet plusieurs équilibres stables, l'équilibre atteint par les trajectoires du système dépend de la condition initiale.

Comme précédemment, nous considérons le diagramme opératoire qui résume l'existence et la stabilité des équilibres dans le plan opératoire (D, S^0) . Sur la Fig. 1.7, on définit trois régions :

- Dans la région \mathcal{J}_1 , l'équilibre de lessivage E_0 est le seul équilibre du système puisque l'on a $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$. De plus, cet équilibre est LES.
- Dans la région \mathcal{J}_2 , E_2 est le seul équilibre LES puisqu'on a $f_1(\lambda_2(D)) < D$.
- Dans la région $\mathcal{J}_4 \cup \mathcal{J}_5 \cup \mathcal{J}_6$, E_1 est le seul équilibre LES puisqu'on a $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$.
- Dans la région \mathcal{J}_3 , les équilibres E_1 et E_2 sont LES puisque l'on a $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$ et $\lambda_2(D) > \mu_1(D)$. Il y a donc bistabilité.
- Dans la région \mathcal{J}_7 , les équilibres E_0 et E_1 sont LES. Il y a donc bistabilité avec deux bassins d'attraction.

Le Tableau 1.7 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_1 et E_2 dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.7.



Regions	E_0	E_1	\bar{E}_1	E_2
\mathcal{J}_1	S			
\mathcal{J}_2	I			S
\mathcal{J}_3	I	S	I	S
\mathcal{J}_4	I	S	I	I
\mathcal{J}_5	I	S		I
\mathcal{J}_6	I	S		
\mathcal{J}_7	S	S	I	

FIGURE 1.7 – Diagramme opératoire du système (1.8) où la fonction f_1 est non monotone.

TABLE 1.7 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 1.7.

LA COMPÉTITION DANS LE CHÉMOSTAT AVEC INHIBITEUR EXTERNE

2

2.1 Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à l'analyse d'un modèle mathématique pour la compétition, dans un chémostat, entre deux espèces microbiennes pour un seul substrat en présence d'un inhibiteur externe de l'une des deux espèces. Ce modèle, proposé à l'origine dans [25], s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - f(p)f_1(S)\frac{x}{\gamma_1} - f_2(S)\frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= [f(p)f_1(S) - D]x \\ y' &= [f_2(S) - D]y \\ p' &= (p^0 - p)D - g(p)y \end{cases} \quad (2.1)$$

avec $S(0) \geq 0$, $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ et $p(0) \geq 0$. Ici $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t (nutriment), $x(t)$ et $y(t)$ sont les concentrations des compétiteurs et $p(t)$ est la concentration de l'inhibiteur. $S^0 > 0$ est la concentration du substrat à l'entrée du chémostat, $p^0 > 0$ est la concentration d'entrée de l'inhibiteur et $D > 0$ est le taux de dilution dans le chémostat. Les constantes γ_i , $i = 1, 2$, sont les coefficients de rendement. La quantité $f(p)$ représente le degré d'inhibition de p sur le taux de croissance de x . Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, appelées aussi fonctions de réponse, représentent les taux de croissance des compétiteurs et la fonction g représente le taux d'absorption de l'inhibiteur par rapport à y .

Ce modèle a été étudié par Hsu et Waltman [21] dans le cas où $f(p) = e^{-\mu p}$, $p \geq 0$, et les fonctions f_i , $i = 1, 2$, et g sont de type de Monod; c'est-à-dire pour $S, p \geq 0$,

$$f_i(S) = \frac{m_i S}{K_i + S}, \quad i = 1, 2, \quad \text{et} \quad g(p) = \frac{\delta p}{K + p}, \quad (2.2)$$

où μ , m_i , K_i , $i = 1, 2$, δ et K sont des paramètres constants positifs.

Ici, à l'exception des trois paramètres opératoires (ou de contrôle) variables, qui sont la concentration d'entrée de l'inhibiteur p^0 , le taux de dilution D et la concentration du substrat entrant S^0 , tous les autres paramètres sont des paramètres biologiques qui dépendent des organismes, des substrats et de l'inhibiteur considéré.

Dans ce travail, nous considérons le modèle général (2.1) sans nous restreindre au cas particulier où $f(p) = e^{-\mu p}$ et les fonctions de croissance f_i sont de Monod et où le taux d'absorption de l'inhibiteur g est donné par (2.2). Nous considérons des fonctions plus générales. Nous supposons seulement que les fonctions $f, f_i, i = 1, 2$ et g dans le système (2.1) sont de classe C^1 et satisfont les conditions suivantes :

(H1) : $f(0) = 1, f(p) \geq 0$ et $f'(p) < 0$ pour tout $p > 0$.

(H2) : Pour chaque $i = 1, 2, f_i(0) = 0$ et $f'_i(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

(H3) : $g(0) = 0$ et $g'(p) > 0$ pour tout $p \geq 0$.

Afin de réduire le nombre de paramètres, on pose :

$$\bar{S} = \frac{S}{S^0}, \quad \bar{x} = \frac{x}{S^0 \gamma_1}, \quad \bar{y} = \frac{y}{S^0 \gamma_2}, \quad \bar{p} = \frac{p}{p^0}, \quad \bar{t} = Dt, \quad (2.3)$$

puis, on définit les fonctions $\bar{f}_i(\bar{S}), \bar{g}(\bar{p})$ et $\bar{f}(\bar{p})$ par

$$\bar{f}(\bar{p}) = f(p^0 \bar{p}) \quad \bar{g}(\bar{p}) = \frac{S^0 \gamma_2}{p^0 D} g(p^0 \bar{p}), \quad \bar{f}_i(\bar{S}) = \frac{1}{D} f_i(S^0 \bar{S}), \quad i = 1, 2. \quad (2.4)$$

Notons également que \bar{f}, \bar{g} et $\bar{f}_i, i = 1, 2$, satisfont les hypothèses (H1), (H2) et (H3). Avec les nouvelles variables et fonctions, et sans risque de confusion nous omettons la notation avec les barres, le système (2.1) s'écrit alors

$$\begin{cases} S' &= 1 - S - f(p)f_1(S)x - f_2(S)y \\ x' &= [f(p)f_1(S) - 1]x \\ y' &= [f_2(S) - 1]y \\ p' &= 1 - p - g(p)y \end{cases} \quad (2.5)$$

où f, g et $f_i, i = 1, 2$, satisfont les hypothèses (H1), (H2) et (H3). C'est le système que nous allons analyser ici. Nous montrons le résultat suivant :

Proposition 2.1.1 *Pour des valeurs initiales positives, les solutions de (2.5) restent positives et bornées pour tout $t \geq 0$. De plus, l'ensemble compact*

$$\Omega = \{(S, x, y, p) \in \mathbb{R}_+^4 : 0 \leq p \leq 1, S + x + y = 1\}$$

est positivement invariant et est un attracteur global de toute solution de (2.5).

Démonstration. Dès que $S(t)$ s'annule, on a $S'(t) = 1 > 0$, alors $S(t) \geq 0$, pour tout t . Soit $p(0) \geq 0$. Dès qu'il existe un premier instant $t_0 > 0$ tel que $p(t_0) = 0$, nous obtenons $p'(t_0) = 1 > 0$. D'où $p(t) \geq 0$ pour tout t . Notons aussi que dans (2.5) l'équation régissant l'évolution de p implique qu'on a $p(t) \leq 1$ pour tout $t \geq 0$. D'autre part, pour toute condition initiale $x(t_0) > 0$, dès qu'il existe un premier instant t_1 tel que $x(t_1) = 0$, nous avons $x'(t_1) = 0$, c'est-à-dire que $x(t)$ reste identiquement nulle, ce qui prouve la positivité de x . De la même manière on montre la positivité de y .

Pour montrer que toutes les solutions sont bornées, nous considérons la quantité : $\Sigma = S + x + y$. Nous avons $\Sigma' = 1 - \Sigma$. Nous en déduisons alors que

$$\Sigma(t) = 1 + (\Sigma(0) - 1)e^{-t} \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \Sigma(t) = 1.$$

Ensuite, on a

$$\Sigma(t) \leq \max(\Sigma(0), 1) \quad \text{et} \quad p(t) \leq 1 \quad \text{pour tout} \quad t \geq 0.$$

Ainsi, toutes les trajectoires du système (2.5) sont bornées, et l'ensemble Ω est positivement invariant et est un attracteur de toutes les trajectoires. \square

2.2 Existence des équilibres

On conviendra dans la suite des conditions et notations suivantes : les fonctions f , f_i , $i = 1, 2$, et g dans (2.5), vérifient les conditions (H1), (H2) et (H3). Si les équations $f_1(S) = 1$, $f_2(S) = 1$ et $f_1(S) = 1/f(1)$ admettent des solutions, elles sont uniques et nous définissons alors les seuils de croissance comme suit :

$$\lambda_1 = f_1^{-1}(1), \quad \lambda_2 = f_2^{-1}(1), \quad \lambda^+ = f_1^{-1}\left(\frac{1}{f(1)}\right). \quad (2.6)$$

Sinon, on pose : $\lambda_1 = +\infty$, $\lambda_2 = +\infty$ et $\lambda^+ = +\infty$. Nous définissons la fonction W par

$$W(p) = \frac{1-p}{g(p)}, \quad \text{pour } p \in]0, 1].$$

En utilisant (H3), pour tout $p \in]0, 1[$ nous avons $W(p) > 0$,

$$W'(p) = -\frac{1}{g(p)} - \frac{(1-p)g'(p)}{g^2(p)} < 0, \quad \text{pour } p \in]0, 1],$$

et $\lim_{p \rightarrow 0} W(p) = +\infty$. Par conséquent, lorsque $\lambda_2 < 1$, l'équation $W(p) = 1 - \lambda_2$ admet une unique solution, que nous notons p^* :

$$W(p^*) = 1 - \lambda_2. \quad (2.7)$$

Nous avons $0 < p^* < 1$, voir Fig. 2.1(b).

Si l'équation $f_1(S) = 1/f(p^*)$ admet une solution, elle est unique et alors on pose

$$\lambda^- = f_1^{-1}\left(\frac{1}{f(p^*)}\right). \quad (2.8)$$

Sinon, on pose $\lambda^- = +\infty$. Puisque f est strictement décroissante on a $0 < f(1) < f(p^*) < 1$. Par conséquent $1/f(1) > 1/f(p^*)$ et, puisque f_1 est strictement croissante, les nombres λ_1 , λ^+ et λ^- sont liés comme suit, voir Fig. 2.1(a) :

$$\lambda_1 < \lambda^- < \lambda^+. \quad (2.9)$$

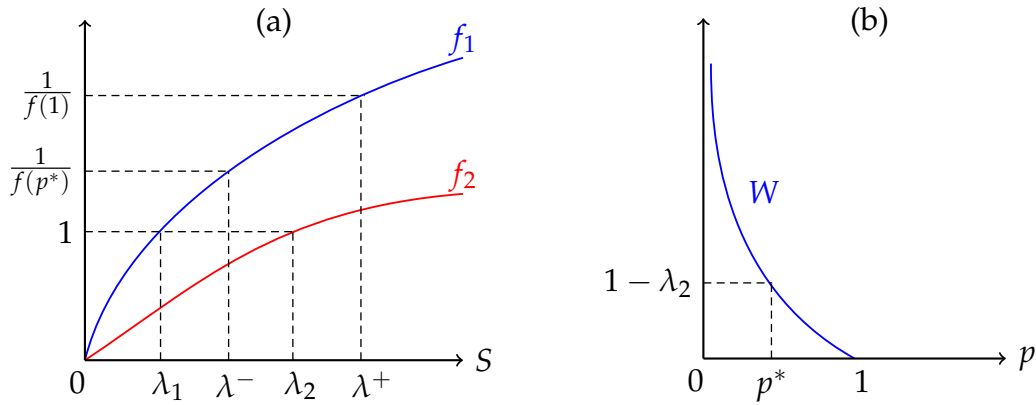


FIGURE 2.1 – Graphiques illustratifs des fonctions (a) : f_1 et f_2 et définitions des seuils de croissance λ_1 , λ^- , λ^+ et λ_2 ; (b) : W avec l'unique solution positive p^* de l'équation $W(p) = 1 - \lambda_2$, lorsque $\lambda_2 < 1$.

2.2.1 Existence des points d'équilibre

L'existence des équilibres du système (2.5) est décrite par le résultat suivant :

Proposition 2.2.1 *Supposons que (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Le système (2.5) admet les points d'équilibre suivants :*

- L'équilibre de lessivage, $E_0(1, 0, 0, 1)$, qui existe toujours.
- L'équilibre d'extinction de y , $E_1(\lambda^+, 1 - \lambda^+, 0, 1)$, qui existe si et seulement si $\lambda^+ < 1$ avec λ^+ donné par (2.6).
- L'équilibre d'extinction de x , $E_2(\lambda_2, 0, 1 - \lambda_2, p^*)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < 1$ avec λ_2 et p^* donnés par (2.6) et (2.7), respectivement.
- L'équilibre de coexistence $E_c(\lambda_2, x_c, y_c, p_c)$, avec λ_2 donné par (2.6) et p_c , y_c et x_c donnés par

$$p_c = f^{-1}\left(\frac{1}{f_1(\lambda_2)}\right), \quad y_c = W(p_c), \quad x_c = 1 - \lambda_2 - y_c. \quad (2.10)$$

Cet équilibre existe si et seulement si $\lambda_2 < 1$ et $\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$, avec λ^+ et λ^- donnés par (2.6) et (2.8), respectivement.

Démonstration. Les équilibres du système (2.5) sont donnés par les solutions des équations

$$\begin{cases} 1 - S = f(p)f_1(S)x + f_2(S)y \\ x = 0 \quad \text{ou} \quad f(p)f_1(S) = 1 \\ y = 0 \quad \text{ou} \quad S = \lambda_2 \\ 0 = 1 - p - g(p)y. \end{cases} \quad (2.11)$$

1. Si $x = y = 0$, alors de la première équation de (2.11), nous déduisons que $S = 1$, et de la quatrième équation on a $p = 1$. C'est l'équilibre de lessivage

$$E_0(1, 0, 0, 1).$$

Cet équilibre existe toujours.

2. Si $y = 0$ et $x > 0$, alors de la quatrième équation, on obtient $p = 1$, et de la deuxième équation, nous déduisons que $S = \lambda^+$, et de la première équation on a $x = 1 - \lambda^+$. C'est l'équilibre d'extinction de y ,

$$E_1(\lambda^+, 1 - \lambda^+, 0, 1).$$

Cet équilibre existe si et seulement si $x = 1 - \lambda^+ > 0$, c'est-à-dire $\lambda^+ < 1$.

3. Si $x = 0$ et $y > 0$, alors de la troisième équation, on obtient $S = \lambda_2$, et de la première équation, nous déduisons que $y = 1 - \lambda_2$, et de la quatrième équation de (2.11), nous obtenons $W(p) = 1 - \lambda_2$, c'est-à-dire $p = p^*$. C'est l'équilibre d'extinction de x ,

$$E_2(\lambda_2, 0, 1 - \lambda_2, p^*).$$

Cet équilibre existe si et seulement si $y = 1 - \lambda_2 > 0$, c'est-à-dire $\lambda_2 < 1$.

4. Si $x > 0$ et $y > 0$, alors de la troisième équation de (2.11), nous obtenons

$$S_c = \lambda_2. \quad (2.12)$$

En remplaçant S par λ_2 dans la seconde équation de (2.11) on déduit

$$p_c = f^{-1}\left(\frac{1}{f_1(\lambda_2)}\right) \quad (2.13)$$

qui est unique par la monotonie de la fonction f . De plus, on peut résoudre la dernière équation de (2.11) en y pour obtenir

$$y_c = \frac{1 - p_c}{g(p_c)} = W(p_c). \quad (2.14)$$

De la première équation de (2.11) nous avons la relation

$$x_c = 1 - \lambda_2 - y_c. \quad (2.15)$$

Par conséquent, un équilibre strictement positif $E_c(S_c, x_c, y_c, p_c)$ du système (2.5), s'il existe, est unique.

Nous étudions maintenant les conditions d'existence de l'équilibre strictement positif E_c . Nous notons d'abord que

$$x_c + y_c = 1 - \lambda_2 > 0 \iff \lambda_2 < 1. \quad (2.16)$$

De plus, nous avons $y_c > 0$ si et seulement si $0 < p_c < 1$. Comme la fonction f est décroissante, et $f(0) = 1$, nous avons

$$0 < p_c < 1 \iff f(1) < f(p_c) < 1. \quad (2.17)$$

Maintenant, par (2.6) et (2.13) nous avons

$$f(1) = \frac{1}{f_1(\lambda^+)}, \quad f(p_c) = \frac{1}{f_1(\lambda_2)}, \quad 1 = \frac{1}{f_1(\lambda_1)}.$$

Par conséquent, en utilisant le fait que la fonction f_1 est croissante, on obtient à partir de (2.13) et (2.17)

$$y_c > 0 \iff 0 < p_c < 1 \iff f_1(\lambda_1) < f_1(\lambda_2) < f_1(\lambda^+) \iff \lambda_1 < \lambda_2 < \lambda^+. \quad (2.18)$$

D'autre part, en utilisant (2.15), (2.14), (2.7), (2.13) et (2.8) nous avons, respectivement

$$x_c = 1 - \lambda_2 - y_c, \quad W(p_c) = y_c, \quad W(p^*) = 1 - \lambda_2, \quad f(p_c) = \frac{1}{f_1(\lambda_2)} \text{ et } f(p^*) = \frac{1}{f_1(\lambda^-)}.$$

Par conséquent, en utilisant le fait que les fonction W et f sont strictement décroissantes, et f_1 est strictement croissante, nous avons

$$\begin{aligned} x_c > 0 &\iff y_c < 1 - \lambda_2 &\iff W(p_c) < W(p^*) \\ &\iff p_c > p^* &\iff f(p_c) < f(p^*) \\ &\iff f_1(\lambda_2) > f_1(\lambda^-) &\iff \lambda_2 > \lambda^-. \end{aligned} \quad (2.19)$$

Finalement de (2.18), (2.19) et (2.9) on déduit que l'équilibre strictement positif E_c existe si et seulement si $\lambda_2 < 1$ et $\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$. \square

2.3 Stabilité asymptotique locale des équilibres

Dans la suite, on se propose d'étudier la stabilité asymptotique locale des points d'équilibre du système (2.5). Nous supposons alors que tous les points d'équilibre sont hyperboliques, c'est-à-dire, que leur stabilité est déterminée par linéarisation.

Pour l'étude de la stabilité des équilibres, il est commode d'utiliser le changement de variable

$$\Sigma = 1 - S - x - y.$$

Dans le système (2.5), et comme $\Sigma' = -\Sigma$, alors le système (2.5) est équivalent à un système en cascade

$$\begin{cases} \Sigma' &= -\Sigma \\ x' &= [f(p)f_1(1 - \Sigma - x - y) - 1]x \\ y' &= [f_2(1 - \Sigma - x - y) - 1]y \\ p' &= 1 - p - g(p)y. \end{cases} \quad (2.20)$$

La matrice jacobienne associée au linéarisé de (2.20) évaluée en un point d'équilibre $E^* = (0, x^*, y^*, p^*)$ prend la forme triangulaire :

$$J = \begin{bmatrix} -1 & 0 \\ A & M \end{bmatrix}$$

où M est la matrice carrée suivante

$$M = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} \\ m_{21} & m_{22} & 0 \\ 0 & m_{32} & m_{33} \end{bmatrix}, \quad (2.21)$$

avec

$$\begin{aligned} m_{11} &= f(p^*)f_1(1 - x^* - y^*) - 1 - x^*f(p^*)f_1'(1 - x^* - y^*), \\ m_{12} &= -x^*f(p^*)f_1'(1 - x^* - y^*), \quad m_{13} = x^*f'(p^*)f_1(1 - x^* - y^*), \\ m_{21} &= -y^*f_2'(1 - x^* - y^*), \quad m_{22} = f_2(1 - x^* - y^*) - 1 - y^*f_2'(1 - x^* - y^*), \\ m_{32} &= -g(p^*), \quad m_{33} = -1 - y^*g'(p^*). \end{aligned}$$

Par conséquent, les valeurs propres de J sont -1 , ainsi que les valeurs propres de la matrice M . Donc le point d'équilibre E^* est localement exponentiellement stable (LES) si et seulement si les valeurs propres de M sont à partie réelle strictement négative.

La stabilité locale des équilibres du système (2.5) est donnée par les deux lemmes suivants.

Lemme 2.3.1

- E_0 est LES si et seulement si $\lambda^+ > 1$ et $\lambda_2 > 1$. Dans ce cas E_1 et E_2 n'existent pas.
- Si E_1 existe, alors il est LES si et seulement si $\lambda^+ < \lambda_2$.
- Si E_2 existe, alors il est LES si et seulement si $\lambda_2 < \lambda^-$.

Démonstration.

- À l'équilibre E_0 , la matrice M définie par (2.21) est donnée par

$$M_0 = \begin{bmatrix} f(1)f_1(1) - 1 & 0 & 0 \\ 0 & f_2(1) - 1 & 0 \\ 0 & -g(1) & -1 \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_0 sont -1 , $f(1)f_1(1) - 1$ et $f_2(1) - 1$. Ainsi, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f(1)f_1(1) < 1$ et $f_2(1) < 1$; ce qui est équivalent à $\lambda^+ > 1$ et $\lambda_2 > 1$.

- Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire $\lambda^+ < 1$. À l'équilibre E_1 , la matrice M définie par (2.21) s'écrit

$$M_1 = \begin{bmatrix} -(1 - \lambda^+)f(1)f_1'(\lambda^+) & 0 & (1 - \lambda^+)f'(1)f_1(\lambda^+) \\ 0 & f_2(\lambda^+) - 1 & 0 \\ 0 & -g(1) & -1 \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_1 sont : -1 , $-(1 - \lambda^+)f(1)f_1'(\lambda^+) < 0$ et $f_2(\lambda^+) - 1$. Alors, l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f_2(\lambda^+) < 1$; ce qui est équivalent à $\lambda^+ < \lambda_2$.

- Supposons que l'équilibre E_2 existe, c'est-à-dire $\lambda_2 < 1$. À l'équilibre E_2 , la matrice M définie par (2.21) est comme suit

$$M_2 = \begin{bmatrix} f(p^*)f_1(\lambda_2) - 1 & 0 & 0 \\ -(1 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2) & -(1 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2) & 0 \\ 0 & -g(p^*) & -1 - (1 - \lambda_2)g'(p^*) \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_2 sont : $f(p^*)f_1(\lambda_2) - 1$, $-(1 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2) < 0$ et $-1 - (1 - \lambda_2)g'(p^*) < 0$. Alors, l'équilibre E_2 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f(p^*)f_1(\lambda_2) < 1$; ce qui est équivalent à $\lambda_2 < \lambda^-$. \square

Par la Proposition 2.2.1 et le Lemme 2.3.1, on obtient facilement le résultat suivant.

Proposition 2.3.1 *L'équilibre strictement positif E_c existe si et seulement si E_2 existe et est instable, et si E_1 existe, il est aussi instable.*

La stabilité locale de l'équilibre positif E_c est donnée par le lemme suivant.

Lemme 2.3.2 *Supposons que l'équilibre strictement positif E_c du système (2.5) existe. Alors il est LES si et seulement si*

$$(A + B)(A + B + C)C > BEF, \quad (2.22)$$

avec

$$\begin{aligned} A &= f(p_c)f_1'(\lambda_2)x_c, & B &= f_2'(\lambda_2)y_c, & C &= 1 + g'(p_c)y_c, \\ E &= g(p_c), & F &= -f'(p_c)f_1(\lambda_2)x_c. \end{aligned} \quad (2.23)$$

Démonstration. À l'équilibre strictement positif E_c , la matrice M définie par (2.21) prend la forme :

$$M_c = \begin{bmatrix} -A & -A & -F \\ -B & -B & 0 \\ 0 & -E & -C \end{bmatrix}$$

avec A, B, C, E et F donnés par (2.23). Il est clair que $A > 0, B > 0, C > 0, E > 0$ et $F > 0$. Le polynôme caractéristique de M_c s'écrit :

$$\lambda^3 + B_1\lambda^2 + B_2\lambda + B_3 = 0$$

avec $B_1 = A + B + C, B_2 = C(A + B)$, et $B_3 = BEF$. Puisque $B_1 > 0, B_2 > 0$, et $B_3 > 0$, alors d'après le critère de Routh-Hurwitz on a : E_c est localement exponentiellement stable si et seulement si $B_1B_2 > B_3$, c'est-à-dire (2.22) satisfaite. \square

Le Tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité asymptotique locale des équilibres de (2.5).

Équilibres	Existence	L.E.S
$E_0 = (1, 0, 0, 1)$	Toujours	$\lambda^+ > 1$ et $\lambda_2 > 1$
$E_1 = (\lambda^+, 1 - \lambda^+, 0, 1)$	$\lambda^+ < 1$	$\lambda^+ < \lambda_2$
$E_2 = (\lambda_2, 0, 1 - \lambda_2, p^*)$	$\lambda_2 < 1$	$\lambda_2 < \lambda^-$
$E_c = (\lambda_2, x_c, y_c, p_c)$	$\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$	$(A + B)(A + B + C)C > BEF$

TABLE 2.1 – Existence et stabilité asymptotique locale des équilibres du système (2.5).

2.4 Stabilité asymptotique globale

Dans cette partie nous discutons les résultats de [21, 23, 35] sur la stabilité asymptotique globale des équilibres de (2.5) dans le cas où les fonctions f , g et f_1 , f_2 satisfont, respectivement, les hypothèses (H1), (H2) et (H3).

Soit $(\Sigma(t), x(t), y(t), p(t))$ une solution de (2.20). On a $\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) = 0$. Par conséquent, moyennant la théorie des systèmes asymptotiquement autonomes [36], il suffit de faire l'étude du système limite

$$\begin{cases} x' &= [f(p)f_1(1-x-y) - 1]x \\ y' &= [f_2(1-x-y) - 1]y \\ p' &= 1 - p - g(p)y. \end{cases} \quad (2.24)$$

Ce système admet

$$\mathbb{E}_0 = (0, 0, 1), \quad \mathbb{E}_1 = (1 - \lambda^+, 0, 1), \quad \mathbb{E}_2 = (0, 1 - \lambda_2, p^*), \quad \mathbb{E}_c = (x_c, y_c, p_c)$$

comme équilibres, avec λ^+ , λ_2 , p^* , p_c , y_c et x_c donnés par (2.6), (2.7), (2.13), (2.14) et (2.15), respectivement.

2.4.1 Stabilité asymptotique globale des équilibres de bord

Les résultats suivants fournissent des conditions suffisantes pour lesquelles \mathbb{E}_0 , \mathbb{E}_1 et \mathbb{E}_2 , lorsqu'ils existent, sont globalement asymptotiquement stables.

Proposition 2.4.1 *Si $\lambda^+ > 1$ et $\lambda_2 > 1$, alors l'équilibre \mathbb{E}_0 est globalement asymptotiquement stable pour le système (2.24).*

Démonstration. Supposons que $\lambda^+ > 1$ et $\lambda_2 > 1$. De la deuxième équation du système (2.24), nous avons $y' \leq y[f_2(1-y) - 1]$. D'après le théorème de comparaison de base (voir [35], Annexe B), on obtient $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$. Ainsi, le système (2.24) est asymptotiquement autonome de système limite suivant :

$$\begin{cases} x' &= [f(p)f_1(1-x) - 1]x \\ p' &= 1 - p \end{cases} \quad (2.25)$$

pour lequel on peut facilement vérifier que $(0, 1)$ est un équilibre globalement asymptotiquement stable. Notons que le système (2.25) est compétitif et que ses équilibres sont hyperboliques et donc sont isolés. Ainsi, toute solution de (2.25) converge vers un équilibre et alors il n'y a pas d'orbite périodiques (En fait, un système compétitive bidimensionnel ne peut pas avoir d'orbites périodiques) ou de polycycles. Le résultat désiré est alors obtenu en utilisant le théorème de Thieme (voir annexe A.8) \square

Proposition 2.4.2 *Si $\lambda^+ < 1$ et $\lambda^+ < \lambda_2$, alors l'équilibre \mathbb{E}_1 du système (2.24) existe et est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec $x(0) > 0$.*

Démonstration. Les conditions nécessaires et suffisantes pour l'existence de \mathbb{E}_1 sont celles de E_1 , données dans le tableau 2.1. Ainsi, \mathbb{E}_1 existe si et seulement si $\lambda^+ < 1$.

Supposons que $\lambda^+ < \lambda_2 < 1$. Puisque $p \leq 1$, à partir des deux premières équations du système (2.24), il en résulte que

$$\begin{cases} x' & \geq [f(1)f_1(1-x-y)-1]x \\ y' & \leq [f_2(1-x-y)-1]y. \end{cases} \quad (2.26)$$

On considère le modèle suivant du chémostat standard associé à (2.26)

$$\begin{cases} u' & = [f(1)f_1(1-u-v)-1]u \\ v' & = [f_2(1-u-v)-1]v. \end{cases} \quad (2.27)$$

Soit (u, v) la solution du système (2.27) satisfaisant $u(0) = x(0)$ et $v(0) = y(0)$. On a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = 1 - \lambda^+ \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} v(t) = 0.$$

D'après le théorème de comparaison (voir [35], Annexe B), il résulte que $x(t) \geq u(t)$ et $y(t) \leq v(t)$. Par conséquent, $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$. Ainsi, le système (2.24) est asymptotiquement autonome de système limite (2.25), pour lequel $(1 - \lambda^+, 1)$ est un équilibre globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec $x(0) > 0$. Le reste de la démonstration se fait comme pour la Proposition 2.4.1. \square

Proposition 2.4.3 *Si $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 < \lambda^-$, alors l'équilibre \mathbb{E}_2 du système (2.24) existe et est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec $y(0) > 0$.*

Démonstration. Les conditions nécessaires et suffisantes pour l'existence de \mathbb{E}_2 sont celles de E_2 , données dans le tableau 2.1. Ainsi, \mathbb{E}_2 existe si et seulement si $\lambda_2 < 1$.

Supposons que $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 < \lambda^-$, de la deuxième équation du système (2.24), nous avons $y' \leq y(f_2(1-y)-1)$. Par le théorème de comparaison [35], il résulte que, pour $y(0) > 0$,

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \leq 1 - \lambda_2. \quad (2.28)$$

Ainsi, pour tout $\epsilon > 0$, il existe $T_1 > 0$ tel que $y(t) \leq 1 - \lambda_2 + \epsilon$ pour tout $t > T_1$. De la troisième équation de (2.24), nous déduisons que

$$p' \geq 1 - p - g(p)(1 - \lambda_2 + \epsilon).$$

D'après le théorème de comparaison de base (voir [35], Annexe B), il résulte que

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} p(t) \geq p_\epsilon^*,$$

où p_ϵ^* est la racine de l'équation $W(p) = 1 - \lambda_2 + \epsilon$, et, par conséquent, il existe $T_2 > T_1$ tel que $p(t) \geq p_\epsilon^* - \epsilon$ pour tout $t > T_2$. Nous avons donc

$$\begin{cases} x' & \leq [f_1(1-x-y)f(p_\epsilon^* - \epsilon) - 1]x \\ y' & \geq [f_2(1-x-y) - 1]y. \end{cases}$$

Puisque $\lambda_2 < \lambda^- = f_1^{-1}\left(\frac{1}{f(p^*)}\right)$ et $\lim_{\epsilon \rightarrow 0} p_\epsilon^* = p^*$, alors il existe $\epsilon > 0$ tel que

$$\lambda_2 < f_1^{-1}\left(\frac{1}{f(p_\epsilon^* - \epsilon)}\right).$$

De nouveau, par le théorème de comparaison, il vient $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ et $\liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \geq 1 - \lambda_2$. La dernière inégalité combinée avec (2.28) implique que $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 1 - \lambda_2$. Ainsi, le système (2.24) est asymptotiquement autonome de limite équation

$$p' = 1 - p - g(p)(1 - \lambda_2),$$

D'où nous en déduisons que $\lim_{t \rightarrow \infty} p(t) = p^*$. Alors, le résultat désiré est obtenu en utilisant le Corollaire 4.3 dans [36]. \square

Par l'utilisation des Propositions 2.4.1, 2.4.2 et 2.4.3 et la théorie des systèmes asymptotiquement autonomes nous obtenons le résultat suivant sur la stabilité asymptotiquement globale des équilibres E_0 , E_1 et E_2 du système (2.5).

Théorème 2.1

1. Si $\lambda^+ > 1$ et $\lambda_2 > 1$, alors l'équilibre E_0 est globalement asymptotiquement stable pour le système (2.5).
2. Si $\lambda^+ < 1$ et $\lambda^+ < \lambda_2$, alors l'équilibre E_1 du système (2.5) existe et est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec $x(0) > 0$.
3. Si $\lambda_2 < S^0$ et $\lambda_2 < \lambda^-$, alors l'équilibre E_2 du système (2.5) existe et est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec $y(0) > 0$.

2.4.2 Stabilité globale de l'équilibre strictement positif

Comme il est montré dans le Tableau 2.1, lorsque $\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$, l'équilibre strictement positif E_c existe. Dans ce cas, les équilibres E_0 et E_2 existent et sont instables, et E_1 , s'il existe, est aussi instable. Maintenant, on va montrer que l'ensemble ω -limite de chaque solution du système (2.5) pour laquelle $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$ se trouve à une distance positive de la frontière de \mathbb{R}_+^4 .

Théorème 2.2 *Supposons que l'équilibre positif E_c existe et soit $(S(t), x(t), y(t), p(t))$ une solution du système (2.5) avec $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$. Alors*

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) > 0 \quad \text{et} \quad \liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) > 0.$$

L'ensemble ω -limite de chaque solution du système (2.5), avec $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$, se trouve à l'intérieur du cône positif.

Démonstration. Nous considérons les deux sous-espaces invariants donnés par $y = 0$ et $x = 0$. Dans l'ensemble $y = 0$, le système (2.5) devient

$$\begin{cases} S' &= 1 - S - f(p)f_1(S)x \\ x' &= [f(p)f_1(S) - 1]x \\ p' &= 1 - p \end{cases}$$

pour lequel on peut facilement vérifier que, si $\lambda^+ < 1$, alors

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (S(t), x(t), p(t)) = (\lambda^+, 1 - \lambda^+, 1).$$

De la même manière, dans l'ensemble $x = 0$, si $\lambda_2 < 1$, on obtient que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (S(t), y(t), p(t)) = (\lambda_2, 1 - \lambda_2, p^*).$$

Il a été noté ci-dessus que, si l'équilibre positif E_c existe, E_0 , E_1 et E_2 sont instables. Dans ce cas, la variété stable de E_0 est l'ensemble bidimensionnel $(S, 0, 0, p)$ si E_1 existe ou l'ensemble tridimensionnel $y = 0$ si E_1 n'existe pas. Si E_1 existe, sa variété stable est l'ensemble tridimensionnel $y = 0$ moins le plan $(S, 0, 0, p)$. La variété stable de E_2 est l'ensemble tridimensionnel $x = 0$ moins le plan $(S, 0, 0, p)$. Puisque la condition initiale de la solution $(S(t), x(t), y(t), p(t))$ n'appartient à aucune de ces variétés stables, alors son ensemble ω -limite (que nous convenons de noter ici ω) ne peut être l'un des trois équilibres E_0 , E_1 et E_2 . De plus ω ne peut contenir aucun de ces points d'équilibre d'après le Théorème de Butler- McGehee [11, Lemma A1]. Maintenant, si ω contient un point de la frontière de \mathbb{R}_+^4 alors, par l'invariance de ω , il doit contenir l'un des équilibres E_0 , E_1 ou E_2 ou une trajectoire illimitée. Comme aucune de ces alternatives n'est possible, ω doit se trouver à l'intérieur du cône positif. \square

D'un point de vue biologique, le théorème 2.2 garantit la coexistence des deux espèces x et y lorsque E_c existe. Cependant, il ne donne pas le comportement asymptotique global.

Pour étudier le comportement asymptotique global du système (2.5) lorsque E_c existe, nous considérons l'équilibre strictement positif correspondant \mathbb{E}_c du système (2.24). Les conditions nécessaires et suffisantes pour l'existence de \mathbb{E}_c sont celles de E_c , données dans le Tableau 2.1. Ainsi, \mathbb{E}_c existe si et seulement si $\lambda_2 < 1$ et $\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$.

Maintenant, nous constatons qu'il est facile de vérifier que le système (2.24) est compétitif. De plus, par la Proposition 2.1.1, l'ensemble ω -limite de chaque solution de système (2.24), avec une condition initiale positive, est compact. Ainsi, par le Théorème de Poincaré-Bendixson pour les systèmes compétitifs tridimensionnels [35, Theorem 6.3], s'il n'est pas une orbite fermée, il contient un équilibre. De là, nous avons le résultat suivant qui fournit une condition suffisante pour que \mathbb{E}_c est globalement asymptotiquement stable.

Théorème 2.3 *Supposons que le système (2.24) n'admet pas de cycles limites. Alors l'équilibre strictement positif \mathbb{E}_c est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec des conditions initiales strictement positives.*

Démonstration. D'après le Théorème 2.2, l'ensemble ω -limite de toute trajectoire ne peut pas être sur les frontières $x = 0$ ou $y = 0$. Loin de la frontière, le système est irréductible. Comme il n'y a pas de cycles limites, d'après le Théorème de Poincaré-Bendixson pour les systèmes compétitifs tridimensionnels [35, Theorem 6.3], toutes les trajectoires doivent tendre vers E_c . \square

Par l'utilisation du Théorème 2.3, et la Théorie des systèmes asymptotiquement autonomes nous obtenons le résultat suivant sur la stabilité asymptotiquement globale de l'équilibre E_c du système (2.5).

Théorème 2.4 *Supposons que le système (2.24) n'admet pas de cycles limites. Alors l'équilibre strictement positif E_c est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec des conditions initiales strictement positives.*

2.5 Diagramme opératoire

Dans cette partie, nous présentons notre résultat principal qui discute de l'existence et de la stabilité des équilibres de (2.1) par rapport aux paramètres opératoires D , p^0 et S^0 . Nous supposons que f , g , f_1 et f_2 sont fixés. En faisant le changement de variables suivant :

$$\hat{x} = \frac{x}{\gamma_1}, \quad \hat{y} = \frac{y}{\gamma_2},$$

le système (2.1) devient

$$\begin{cases} S' = (S^0 - S)D - f(p)f_1(S)\hat{x} - f_2(S)\hat{y}, \\ \hat{x}' = [f(p)f_1(S) - D]\hat{x}, \\ \hat{y}' = [f_2(S) - D]\hat{y}, \\ p' = (p^0 - p)D - \hat{g}(p)\hat{y} \end{cases} \quad (2.29)$$

avec $\hat{g}(p) = \gamma_2 g(p)$. Notons que \hat{g} satisfait (H1). Par suite, et sans perte de généralité, nous pouvons supposer que les rendements sont égaux à 1 ($\gamma_1 = \gamma_2 = 1$). Par conséquent, nous considérons le système

$$\begin{cases} S' = (S^0 - S)D - f(p)f_1(S)x - f_2(S)y, \\ x' = [f(p)f_1(S) - D]x, \\ y' = [f_2(S) - D]y, \\ p' = (p^0 - p)D - g(p)y. \end{cases} \quad (2.30)$$

2.5.1 Existence et stabilité des équilibres

Pour souligner la dépendance des équilibres de (2.30) par rapport aux paramètres opératoires, nous réécrivons nos résultats précédents, obtenus pour le système non dimensionnel (2.5). En utilisant les fonctions inverses $f_1^{-1} : I_1 \rightarrow \mathbb{R}^+$ et $f_2^{-1} : I_2 \rightarrow \mathbb{R}^+$ où

$$I_1 = [0, f_1(+\infty)), \quad I_2 = [0, f_2(+\infty)),$$

qui sont croissantes, nous définissons les seuils de croissance

$$\lambda_1(D) = f_1^{-1}(D), \quad \lambda_2(D) = f_2^{-1}(D), \quad \lambda^+(D, p^0) = f_1^{-1}\left(\frac{D}{f(p^0)}\right), \quad (2.31)$$

qui sont les solutions des équations $f_1(S) = D$, $f_2(S) = D$ et $f_1(S) = D/f(p^0)$, respectivement. Notons que λ_1 est défini sur I_1 , λ_2 est défini sur I_2 et λ^+ est défini pour (D, p^0) tel que $p^0 \geq 0$ et $D/f(p^0) \in I_1$. Nous définissons la fonction W par

$$W(p, D, p^0) = \frac{(p^0 - p)D}{g(p)}, \quad \text{for } p \in]0, p^0].$$

Notons que W est défini pour (p, D, p^0) tel que $p \geq 0$, $D \geq 0$ et $0 < p \leq p^0$. Notons également que $\frac{\partial W}{\partial p} < 0$. Par conséquent, lorsque $\lambda_2 < S^0$, l'équation $W(p, D, p^0) = S^0 - \lambda_2$ admet une solution unique qu'on note par $p^* = p^*(D, p^0, S^0)$

$$W(p^*, D, p^0) = S^0 - \lambda_2. \quad (2.32)$$

Si l'équation $f_1(S) = D/f(p^*)$ admet une solution, elle est unique et alors nous mettons

$$\lambda^-(D, p^0, S^0) = f_1^{-1}\left(\frac{D}{f(p^*)}\right). \quad (2.33)$$

Nous définissons

$$p_c(D) = f^{-1}\left(\frac{D}{f_1(\lambda_2(D))}\right). \quad (2.34)$$

Notons que $p_c(D)$ est défini pour $D \in I_c$ où

$$I_c = \{D \in I_1 \cap I_2 : \lambda_1(D) < \lambda_2(D)\}. \quad (2.35)$$

Pour simplifier, nous supposons que l'équation $f_1(S) = f_2(S)$ admet au plus une solution strictement positive $S = \bar{S} > 0$, ce qui est le cas lorsque $f_1(S)$ et $f_2(S)$ sont des fonctions de Monod. Le cas des intersections multiples peut être traité de manière similaire. Nous avons

- $I_c = \emptyset$ si $f_1(S) < f_2(S)$ pour tout $S > 0$.
- $I_c = (\bar{D}, f_2(+\infty))$, si $f_1(S) < f_2(S)$ pour $0 < S < \bar{S}$ et $f_1(S) > f_2(S)$ pour $S > \bar{S}$, voir Fig. 2.2(a).
- $I_c = (0, \bar{D})$, si $f_1(S) > f_2(S)$ pour $0 < S < \bar{S}$ et $f_1(S) < f_2(S)$ pour $S > \bar{S}$, voir Fig. 2.2(b).
- $I_c = (0, f_2(+\infty))$ si $f_1(S) > f_2(S)$ pour tout $S > 0$.

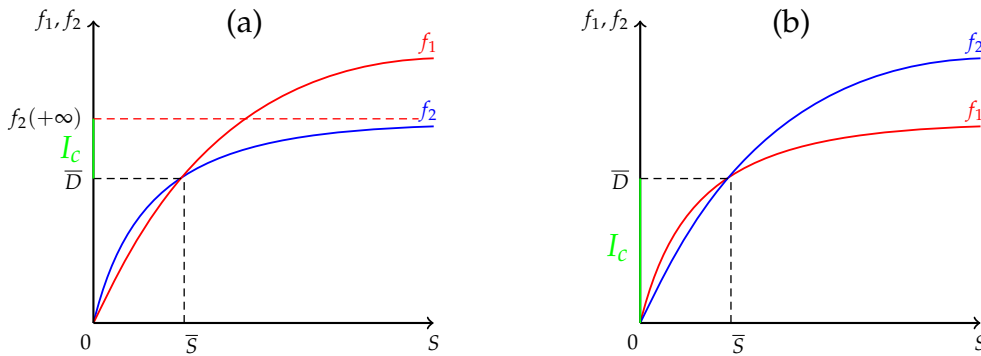


FIGURE 2.2 – Graphes des fonctions f_1 (en rouge) et f_2 (en bleu) lorsque l'équation $f_1(S) = f_2(S)$ admet une solution positive $S = \bar{S}$ et représentation graphique de I_c . (a) : $I_c =]\bar{D}, f_2(+\infty)[$. (b) : $I_c =]0, \bar{D}[$ où $\bar{D} = f_1(\bar{S}) = f_2(\bar{S})$.

Nous définissons

$$y_c(D, p^0) = W(p_c(D), D, p^0), \quad x_c(D, p^0, S^0) = S^0 - \lambda_2(D) - y_c(D, p^0). \quad (2.36)$$

Notons que y_c est défini pour $(D, p^0) \in I_c$, où

$$I_c = \{(D, p^0) \in I_c \times \mathbb{R}^+ : 0 < p_c(D) < p^0\}, \quad (2.37)$$

avec I_c défini par (2.35). Notons que x_c est défini pour $(D, p^0, S^0) \in \mathcal{D}_c$ où

$$\mathcal{D}_c = \left\{ (D, p^0, S^0) \in J_c \times \mathbb{R}^+ : S^0 > \lambda_2(D) + y_c(D, p^0) \right\}, \quad (2.38)$$

avec J_c défini par (2.37).

Pour éviter des notations lourdes, et lorsqu'il n'y a pas de risque de confusion, nous omettons de mentionner les paramètres opératoires D , p^0 et S^0 dans λ_2 , λ^+ , λ^- , p^* , p_c , y_c et x_c . Des calculs simples, semblables à ceux utilisés dans les preuves des Propositions 2.2.1 et 2.3.1 montrent que le résultat suivant est vrai.

Proposition 2.5.1 *Supposons que (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Soient λ_2 , λ^+ et λ^- définies par (2.31) et (2.33), respectivement. Soit p^* défini par (2.32). Soient p_c , x_c et y_c définies par (2.34) et (2.36), respectivement. Le système (2.30) admet les points d'équilibre suivants :*

- $E_0 = (S^0, 0, 0, p^0)$, l'équilibre de lessivage.
- $E_1 = (\lambda^+, S^0 - \lambda^+, 0, p^0)$, l'équilibre d'extinction de la deuxième espèce y .
- $E_2 = (\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2, p^*)$, l'équilibre d'extinction de la première espèce x .
- $E_c = (\lambda_2, x_c, y_c, p_c)$ l'équilibre de la coexistence des deux espèces.

Les conditions d'existence et de stabilité de ces équilibres sont données par le tableau suivant :

Équilibres	Existence	Stabilité exponentielle locale
$E_0 = (S^0, 0, 0, p^0)$	Toujours	$\lambda^+ > S^0$ & $\lambda_2 > S^0$
$E_1 = (\lambda^+, S^0 - \lambda^+, 0, p^0)$	$\lambda^+ < S^0$	$\lambda^+ < \lambda_2$
$E_2 = (\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2, p^*)$	$\lambda_2 < S^0$	$\lambda_2 < \lambda^-$
$E_c = (\lambda_2, x_c, y_c, p_c)$	$\lambda^- < \lambda_2 < \min(\lambda^+, S^0)$	$(A + B)(A + B + C)C > BEF$

où $A = A(D, p^0, S^0)$, $B = B(D, p^0)$, $C = C(D, p^0)$, $E = E(D)$ et $F = F(D, p^0, S^0)$ sont définis par

$$\begin{aligned} A(D, p^0, S^0) &= \alpha(D)x_c(D, p^0, S^0), & B(D, p^0) &= \beta(D)y_c(D, p^0), \\ C(D, p^0) &= D + \gamma(D)y_c(D, p^0), & E(D) &= g(p_c(D)), \\ F(D, p^0, S^0) &= \phi(D)x_c(D, p^0, S^0). \end{aligned} \quad (2.39)$$

Ici $\alpha(D)$, $\beta(D)$, $\gamma(D)$ et $\phi(D)$ sont donnés par

$$\alpha = f(p_c)f_1'(\lambda_2), \quad \beta = f_2'(\lambda_2), \quad \gamma = g'(p_c), \quad \phi = -f'(p_c)f_1(\lambda_2). \quad (2.40)$$

2.5.2 Existence et stabilité des points d'équilibres par rapport aux paramètres opératoires

Dans ce qui suit, notre but est d'exprimer les conditions d'existence et de stabilité des équilibres dans la Proposition 2.5.1 par rapport aux paramètres opératoires D , p^0 et S^0 . Pour cela, nous avons besoin des définitions suivantes. Soit

$$F_1(D, p^0) = f(p^0)f_1 \left(f_2^{-1}(D) \right). \quad (2.41)$$

Notons que F_1 est définie sur $I_2 \times \mathbb{R}^+$. Nous avons le résultat suivant.

Lemme 2.5.1 *Les équivalences suivantes sont satisfaites*

$$p_c(D) < p^0 \iff D > F_1(D, p^0) \iff \lambda_2(D) < \lambda^+(D, p^0).$$

Démonstration. En utilisant (2.31), l'hypothèse (H2) et la définition (2.41), nous avons

$$\begin{aligned} \lambda^+ < \lambda_2 &\iff f_1^{-1}\left(\frac{D}{f(p^0)}\right) < f_2^{-1}(D) \iff \frac{D}{f(p^0)} < f_1\left(f_2^{-1}(D)\right) \\ &\iff D < f(p^0)f_1\left(f_2^{-1}(D)\right) \iff D < F_1(D, p^0). \end{aligned}$$

D'autre part, en utilisant (2.31), (2.34) et les hypothèses (H1) et (H2), nous avons

$$\begin{aligned} p_c(D) < p^0 &\iff f^{-1}\left(\frac{D}{f_1(\lambda_2)}\right) < f^{-1}\left(\frac{D}{f_1(\lambda^+)}\right) \iff \frac{D}{f_1(\lambda_2)} > \frac{D}{f_1(\lambda^+)} \\ &\iff f_1(\lambda_2) < f_1(\lambda^+) \iff \lambda_2 < \lambda^+. \end{aligned}$$

Cela achève la preuve du lemme. \square

Nous considérons maintenant la fonction

$$F_2(D, p^0) = f_2^{-1}(D) + W(p_c(D), D, p^0). \quad (2.42)$$

Notons que F_2 est définie pour $(D, p^0) \in J_c$, où J_c est donné par (2.37). Par conséquent, en utilisant le Lemme 2.5.1, nous avons

$$J_c = \left\{ (D, p^0) : D \in I_c, D > F_1(D, p^0) \right\}.$$

Si on suppose que l'équation $f(p^0)f_1(S) = f_2(S)$ admet au plus une solution positive $S = \bar{S}(p^0) > 0$, Ce qui est le cas lorsque $f_1(S)$ et $f_2(S)$ sont des fonctions de type Monod, alors la fonction F_2 est définie pour tout $(D, p^0) \in I_c \times \mathbb{R}^+$ tel que $\bar{D}(p^0) < D < f_2(+\infty)$, si $f(p^0)f_1(S) > f_2(S)$ pour $0 < S < \bar{S}(p^0)$, ou $0 < D < \bar{D}(p^0)$, si $f(p^0)f_1(S) < f_2(S)$ pour $0 < S < \bar{S}(p^0)$. Ici $\bar{D}(p^0) = f_2(\bar{S}(p^0))$. Nous avons le résultat suivant.

Lemme 2.5.2 *Les équivalences suivantes sont satisfaites*

$$p_c(D) > p^*(D, p^0, S^0) \iff S^0 > F_2(D, p^0) \iff \lambda_2(D) > \lambda^-(D, p^0, S^0).$$

Démonstration. En utilisant (2.31), (2.33) et (2.34), ainsi que les hypothèses (H1) et (H2), nous avons

$$\begin{aligned} \lambda_2 > \lambda^- &\iff f_1(\lambda_2) > f_1(\lambda^-) \iff \frac{D}{f(p_c)} > \frac{D}{f(p^*)} \\ &\iff f(p_c) < f(p^*) \iff p_c > p^*. \end{aligned} \quad (2.43)$$

En utilisant le fait que $\frac{\partial W}{\partial p} < 0$ et (2.32), nous avons

$$p_c > p^* \iff W(p_c, D, p^0) < W(p^*, D, p^0) \iff W(p_c(D), D, p^0) < S^0 - \lambda_2. \quad (2.44)$$

Par conséquent, à partir de (2.43) et (2.44), ainsi que $\lambda_2 = f_2^{-1}(D)$ et la définition (2.42) de F_2 , On en déduit que $p_c > p^*$ est équivalent à $S^0 > F_2(D, p^0)$. \square

Nous définissons également la fonction

$$F_3(D, p^0, S^0) = (A + B)(A + B + C)C - BEF, \quad (2.45)$$

où A, B, C, E et F sont définis par (2.39). Notons que F_3 est défini pour $(D, p^0, S^0) \in \mathcal{D}_c$, avec \mathcal{D}_c est donné par (2.38). Par conséquent, en utilisant les Lemmes 2.5.1 et 2.5.2, nous avons

$$\mathcal{D}_c = \left\{ (D, p^0, S^0) : D \in I_c, D > F_1(D, p^0), S^0 > F_2(D, p^0) \right\}.$$

En utilisant ces notations, nous avons la description suivante de l'existence et de la stabilité des équilibres de (2.30).

Théorème 2.5 *Supposons que les hypothèses et notations de Proposition 2.5.1 sont vérifiées. Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres de (2.30) peuvent être exprimées par rapport aux paramètres opératoires D, p^0 and S^0 comme suit :*

Équilibres	Existence	Stabilité exponentielle locale
E_0	Toujours	$D > \max(f(p^0)f_1(S^0), f_2(S^0))$
E_1	$D < f(p^0)f_1(S^0)$	$D < F_1(D, p^0)$
E_2	$D < f_2(S^0)$	$S^0 < F_2(D, p^0)$
E_c	$D > F_1(D, p^0) \& S^0 > F_2(D, p^0)$	$F_3(D, p^0, S^0) > 0$

avec $F_1(D, p^0), F_2(D, p^0)$ et $F_3(D, p^0, S^0)$ sont définis par (2.41), (2.42) et (2.45), respectivement.

Démonstration. En utilisant (2.31) et l'hypothèse (H2), la condition $\lambda^+ > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$ de la stabilité de E_0 dans la Proposition 2.5.1 est équivalent à $D > f(p^0)f_1(S^0)$ et $D > f_2(S^0)$. De même, la condition $\lambda^+ < S^0$ [resp. $\lambda_2 < S^0$] de l'existence de E_1 [resp. E_2] dans la Proposition 2.5.1 est équivalent à $D < f(p^0)f_1(S^0)$ [resp. $D < f_2(S^0)$].

Considérons maintenant la stabilité de E_1 et E_2 . En utilisant le Lemme 2.5.1, la condition $\lambda^+ < \lambda_2$ de la stabilité de E_1 dans la Proposition 2.5.1 est équivalent à $D < F_1(D, p^0)$. D'autre part, en utilisant le Lemme 2.5.2, la condition $\lambda_2 < \lambda^-$ de la stabilité de E_2 dans la Proposition 2.5.1 est équivalent à $S^0 < F_2(D, p^0)$.

Considérons maintenant l'existence et la stabilité de E_c . En utilisant les Lemmes 2.5.1 et 2.5.2, nous voyons maintenant que la condition $\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$ de l'existence de E_c dans la Proposition 2.5.1 est équivalent à $D > F_1(D, p^0)$ et $S^0 > F_2(D, p^0)$. Enfin, en utilisant la définition (2.45) de la fonction F_3 , la condition de stabilité de E_c dans la Proposition 2.5.1 est équivalent à $F_3(S^0, D, p^0) > 0$. \square

2.5.3 Instabilité de l'équilibre strictement positif E_c

Nous donnons maintenant les conditions nécessaires et suffisantes sur les paramètres opératoires D, p^0 et S^0 de sorte que l'équilibre strictement positif E_c soit instable, c'est-à-dire que nous discutons le signe de $F_3(D, p^0, S^0)$. Nous avons

$$F_3 = a_2 x_c^2 + a_1 x_c + a_0. \quad (2.46)$$

Les coefficients $a_2 = a_2(D, p^0)$, $a_1 = a_1(D, p^0)$ et $a_0 = a_0(D, p^0)$ de ce polynôme sont donnés par

$$a_2 = \alpha^2 C, \quad a_1 = \alpha(2B + C)C - \phi BE, \quad a_0 = B(B + C)C, \quad (2.47)$$

où B, C, E sont définis par (2.39) et α, ϕ sont donnés par (2.40). Par conséquent, F_3 apparaît comme un polynôme du second degré en x_c dont les coefficients dépendent uniquement de D et p^0 et non de S^0 . Soit $\Delta = \Delta(D, p^0)$ le discriminant de F_3 :

$$\Delta = a_1^2 - 4a_0a_2. \quad (2.48)$$

Les racines de F_3 ,

$$x_1(D, p^0) = \frac{-a_1 - \sqrt{\Delta}}{2a_2} \quad \text{et} \quad x_2(D, p^0) = \frac{-a_1 + \sqrt{\Delta}}{2a_2}, \quad (2.49)$$

existent et sont positives si et seulement si

$$a_1(D, p^0) < 0 \quad \text{et} \quad \Delta(D, p^0) > 0. \quad (2.50)$$

Nous définissons les fonctions suivantes

$$F_4(D, p^0) = F_2(D, p^0) + x_1(D, p^0), \quad F_5(D, p^0) = F_2(D, p^0) + x_2(D, p^0), \quad (2.51)$$

où $F_2(D, p^0)$ est donné par (2.42) et $x_1(D, p^0), x_2(D, p^0)$ sont donnés par (2.49).

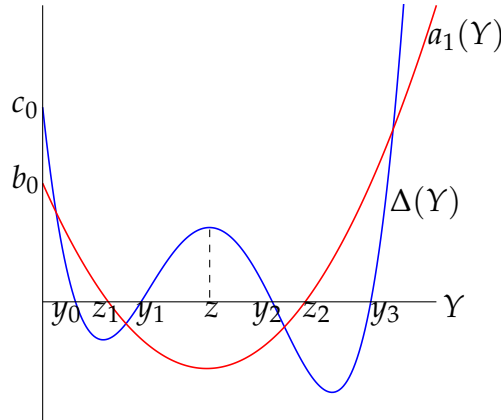


FIGURE 2.3 – Graphes de $a_1(Y)$ et $\Delta(Y)$, montrant les positions relatives des racines $y_i = y_i(D)$, $i = 0 \dots 3$, de $\Delta(Y)$ par rapport aux racines $z_1 = z_1(D)$ et $z_2 = z_2(D)$ de $a_1(Y)$, lorsque $a_1(z) < 0$ et $\Delta(z) > 0$ où $z = z(D)$ est un maximum de $\Delta(Y)$.

Nous donnons maintenant des conditions nécessaires et suffisantes sur les paramètres opératoires D et p^0 tels que (2.50) est satisfaite. Nous avons

$$a_1 = b_2 y_c^2 + b_1 y_c + b_0, \quad (2.52)$$

où les coefficients $b_i = b_i(D)$ sont donnés par

$$b_2 = \alpha\gamma(2\beta + \gamma), \quad b_1 = 2\alpha D(\beta + \gamma) - \beta E\phi, \quad b_0 = \alpha D^2, \quad (2.53)$$

avec E, α, β, γ et ϕ définis par (2.39) et (2.40), respectivement. Nous avons

$$\Delta = c_4 y_c^4 + c_3 y_c^3 + c_2 y_c^2 + c_1 y_c + c_0, \quad (2.54)$$

où les coefficients $c_i = c_i(D)$ sont donnés par

$$c_4 = \alpha^2 \gamma^4, \quad c_3 = 4\alpha^2 D \gamma^3 - 2\alpha\beta\gamma E\phi(2\beta + \gamma),$$

$$c_2 = 6\alpha^2 D^2 \gamma^2 + \beta^2 E^2 \phi^2 - 4\alpha\beta(\beta + \gamma) DE\phi,$$

$$c_1 = 4\alpha^2 \gamma D^3 - 2\alpha\beta D^2 E\phi, \quad c_0 = \alpha^2 D^4,$$

avec E, α, β, γ et ϕ définis par (2.39) et (2.40), respectivement.

Par conséquent, a_1 donné par (2.52) et Δ donné par (2.54), apparaissent comme un polynôme du second degré et un polynôme du quatrième degré en y_c , respectivement, dont les coefficients dépendent uniquement de D et non de p^0 ni S^0 . Pour la commodité des notations, nous désignons par

$$a_1(Y) = b_2 Y^2 + b_1 Y + b_0, \quad \Delta(Y) = c_4 Y^4 + c_3 Y^3 + c_2 Y^2 + c_1 Y + c_0,$$

Les polynômes (2.52) et (2.54). Remarquons d'abord que, puisque $b_2 > 0$, nous avons $a_1(Y) < 0$ si et seulement si $z_1(D) < Y < z_2(D)$ où $z_1(D)$ et $z_2(D)$ sont les racines réelles positives de $a_1(Y)$. Cette condition est satisfaite si et seulement si $b_1(D) < 0$ et $\Delta_1(D) > 0$ où $\Delta = \Delta_1(D)$ est le discriminant du polynôme a_1 :

$$\Delta_1 = b_1^2 - 4b_0b_2. \quad (2.55)$$

Si ce discriminant est positif, les racines $z_1(D)$ et $z_2(D)$ sont données par

$$z_1(D) = \frac{-b_1 - \sqrt{\Delta_1}}{2b_2} \quad \text{et} \quad z_2(D) = \frac{-b_1 + \sqrt{\Delta_1}}{2b_2}. \quad (2.56)$$

Pour l'étude du signe de $\Delta(Y)$ nous utilisons les faits suivants. Comme $a_1(z_1(D)) = a_1(z_2(D)) = 0$, à partir de $\Delta = a_1^2 - 4a_0a_2$ on en déduit que

$$\Delta(z_1(D)) < 0 \quad \text{et} \quad \Delta(z_2(D)) < 0.$$

Donc, à partir de $\Delta(0) = c_0 > 0$ et $\Delta(+\infty) = +\infty$ il en déduit que le polynôme $\Delta(Y)$ admet au moins deux racines

$$y_0(D) \in (0, z_1(D)) \quad \text{et} \quad y_3(D) \in (z_2(D), +\infty).$$

La condition (2.50) est satisfaite si et seulement si $\Delta(Y)$ prend des valeurs positives sur l'intervalle $(z_1(D), z_2(D))$ sur lequel $a_1(Y) < 0$, voir Fig. 2.3. Si cette condition est vérifiée alors $\Delta(Y)$ admet nécessairement trois points extrêmes, c'est-à-dire sa dérivée polynomiale,

$$\Delta'(Y) = 4c_4 Y^3 + 3c_3 Y^2 + 2c_2 Y + c_1,$$

admet trois racines réelles. Une condition nécessaire et suffisante pour cela est que le discriminant du polynôme $\Delta'(Y)$ est positif. Désignons par $\Delta_2 = \Delta_2(D)$ ce discriminant pour souligner sa dépendance du seul paramètre opératoire D :

$$\Delta_2 = -27d_0^2d_3^2 + 18d_0d_1d_2d_3 - 4d_0d_2^3 - 4d_1^3d_3 + d_1^2d_2^2, \quad (2.57)$$

avec $d_3 = 4c_4$, $d_2 = 3c_3$, $d_1 = 2c_2$ et $d_0 = c_1$. Si $\Delta_2(D) > 0$ alors $\Delta'(Y)$ admet trois racines réelles $z_b(D)$, $z(D)$ et $z_\#(D)$ tel que $z_b(D) < z(D) < z_\#(D)$. Ainsi

$$z(D) \text{ est la racine milieu de } \Delta'(Y). \quad (2.58)$$

Si $a_1(z(D)) < 0$ et $\Delta(z(D)) > 0$ alors le polynôme $\Delta(Y)$ admet deux racines réelles supplémentaires $y_1(D) \in (z_1(D), z(D))$ et $y_2(D) \in (z(D), z_2(D))$, voir Fig. 2.3. Ainsi $y_1(D)$ et $y_2(D)$ sont définies par

$$\Delta(y_1(D)) = \Delta(y_2(D)) = 0 \text{ et } z_1(D) < y_1(D) < y_2(D) < z_2(D). \quad (2.59)$$

Par conséquent (2.50) est vérifiée si $D \in I_3$, où I_3 est le sous-ensemble de I_c défini par

$$I_3 = \{D \in I_c : b_1(D) < 0, \Delta_1(D) > 0, \Delta_2(D) > 0, a_1(z(D)) < 0, \Delta(z(D)) > 0\} \quad (2.60)$$

où I_c est défini par (2.35), b_1 est donné par (2.53), Δ_1 est donné par (2.55), Δ_2 est donné par (2.57), a_1 est donné par (2.47), Δ est donné par (2.48) et $z(D)$ est donné par (2.58). Si $D \in I_3$ alors $\Delta(Y) > 0$ et $a_1(Y) < 0$ si et seulement si $y_1(D) < Y < y_2(D)$. Nous définissons les fonctions suivantes

$$F_6(D) = p_c(D) + \frac{1}{D}y_1(D)g(p_c(D)), \quad F_7(D) = p_c(D) + \frac{1}{D}y_2(D)g(p_c(D)), \quad (2.61)$$

où $p_c(D)$ est défini par (2.34) et $y_1(D)$, $y_2(D)$ sont donnés par (2.59). Nous pouvons déterminer le signe de F_3 , qui est la stabilité de E_c , comme indiqué dans le résultat suivant.

Théorème 2.6 *L'équilibre strictement positif E_c est instable seulement si le sous-ensemble I_3 de I_c donné par (2.60) est non vide. Si cette condition est vérifiée, alors E_c est instable si et seulement si les trois conditions suivantes sont satisfaites par les paramètres opératoires D , p^0 et S^0 :*

1. $D \in I_3$,
2. $F_6(D) < p^0 < F_7(D)$ où $F_6(D)$ et $F_7(D)$ sont donnés par (2.61),
3. $F_4(D, p^0) < S^0 < F_5(D, p^0)$ où $F_4(D, p^0)$ et $F_5(D, p^0)$ sont donnés par (2.51).

Démonstration. Si $\Delta > 0$, les racines de $F_3 = 0$ sont $x_1(D, p^0)$ et $x_2(D, p^0)$. Leur produit est égal à $\frac{a_0}{a_2}$ qui est positif. Par conséquent, les racines existent et sont positives si et seulement si (2.50) est satisfaite. Les racines $z_1(D)$ et $z_2(D)$ de $a_1(Y)$, données par (2.56), existent et sont positives si et seulement si $b_1(D) < 0$ et $\Delta_1(D) > 0$ qui sont les deux premières conditions dans la définition (2.60) de I_3 . Maintenant, $\Delta(Y)$ prend des valeurs positives entre $z_1(D)$ et $z_2(D)$ si et seulement si les trois

dernières conditions dans (2.60) sont satisfaites. Soient $y_1(D)$ et $y_2(D)$ les racines de $\Delta(Y)$ définies par (2.59), c'est-à-dire que $z_1(D) < y_1(D) < y_2(D) < z_2(D)$. On a $a_1 < 0$ et $\Delta > 0$ si et seulement si

$$y_1(D) < y_c < y_2(D). \quad (2.62)$$

En utilisant (2.36), nous avons

$$y_c(D, p^0) = D \frac{p^0 - p_c(D)}{g(p_c(D))}.$$

Par conséquent, (2.62) est équivalent à la condition 2 du théorème. D'autre part $F_3 < 0$ si et seulement si x_c est entre les racines, c'est-à-dire,

$$x_1(D, p^0) < x_c < x_2(D, p^0) \quad (2.63)$$

avec $x_1(D, p^0)$ et $x_2(D, p^0)$ sont définis par (2.49). En utilisant (2.36) et (2.42) nous avons $x_c = S^0 - F_2(D, p^0)$. Par conséquent, (2.63) est équivalent à la condition 3 du théorème. \square

2.5.4 Construction du diagramme opératoire

L'effet des conditions opératoires sur le comportement asymptotique du système peut être résumé à l'aide du diagramme opératoire. Le diagramme opératoire comporte les paramètres opératoires D , S^0 et p^0 comme ses coordonnées et les différentes régions qui y sont définies correspondent à des dynamiques qualitativement différentes. Il n'est pas facile de représenter les régions d'existence et de stabilité des équilibres dans l'espace tridimensionnel des paramètres opératoires D , p^0 et S^0 . Pour cette raison, nous allons fixer l'un des paramètres opératoires D ou p^0 et déterminer les régions d'existence et de stabilité dans le plan opératoire (p^0, S^0) ou (D, S^0) , respectivement, voir Fig. 2.4 et Fig. 2.6. Les délimitations des régions dans le diagramme opératoire sont les endroits où se produisent des bifurcations. Pour construire le diagramme opératoire du système, il faut calculer ces limites. Ces frontières sont définies par les formules (2.64), (2.65), (2.66), (2.67) et (2.68) ci-dessous.

La surface Γ_1 définie par

$$\Gamma_1 := \left\{ (D, p^0, S^0) : D = f(p^0)f_1(S^0) \right\} \quad (2.64)$$

est la frontière à laquelle E_1 existe. La surface Γ_2 définie par

$$\Gamma_2 := \left\{ (D, p^0, S^0) : D = f_2(S^0) \right\} \quad (2.65)$$

est la frontière à laquelle E_2 existe. La surface Γ_3 définie par

$$\Gamma_3 := \left\{ (D, p^0, S^0) : D = F_1(D, p^0), D < f(p^0)f_1(S^0) \right\} \quad (2.66)$$

est la frontière à laquelle E_1 est stable. La surface Γ_4 définie par

$$\Gamma_4 := \left\{ (D, p^0, S^0) : S^0 = F_2(D, p^0), D < f_2(S^0) \right\} \quad (2.67)$$

est la frontière à laquelle E_2 est stable. Les surfaces Γ_3 et Γ_4 sont la frontière à laquelle E_c existe. La surface Γ_5 définie par

$$\Gamma_5 := \left\{ (D, p^0, S^0) : F_3(D, p^0, S^0) = 0 \right\} \quad (2.68)$$

est la frontière à laquelle E_c est instable.

2.5.5 Diagrammes opératoires dans le plan (p^0, S^0)

Nous allons maintenant fixer le paramètre opératoire D et déterminer les régions d'existence et de stabilité des équilibres dans le plan opératoire (p^0, S^0) , voir Fig. 2.4 et Fig. 2.5(b). Le Tableau 2.2 donne la description des courbes Γ_i , $i = 1..5$, dans le plan opératoire (p^0, S^0) , où $D > 0$ fixé.

Frontière	Équation dans (p^0, S^0) , avec D fixé
Γ_1	Graphe de $S^0 = f_1^{-1} \left(\frac{D}{f(p^0)} \right)$
Γ_2	Ligne horizontale $S^0 = \lambda_2(D)$
Γ_3	Ligne verticale $p^0 = p_c(D)$, et $S^0 > \lambda_2(D)$
Γ_4	Ligne oblique $S^0 = \frac{D(p^0 - p_c(D))}{g(p_c(D))} + \lambda_2(D)$ et $p^0 > p_c(D)$
Γ_5	Graphes de $S^0 = F_4(D, p^0)$ ou $S^0 = F_5(D, p^0)$

TABLE 2.2 – Frontière des régions dans le diagramme opératoire.

Les courbes Γ_i , $i = 1, 2, 3, 4$, se coupent au point (p^0, S^0) avec $p^0 = p_c(D)$ et $S^0 = \lambda_2(D)$, voir Fig. 2.4 et Fig. 2.5(b). Les courbes Γ_i , $i = 1..4$, séparent le plan opératoire (p^0, S^0) au plus en sept régions distinctes, comme illustré sur la Fig. 2.4(b) ci-dessous, étiquetées $\mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3, \mathcal{J}_4, \mathcal{J}_5, \mathcal{J}_6$ et \mathcal{J}_7 . Certaines de ces régions peuvent être vides comme représenté sur la Fig. 2.4(a,c). Certains d'entre elles peuvent être non connexes, comme indiqué dans la Section 2.6.4 où la région \mathcal{J}_7 a deux composants connexes, voir Fig. 2.16(a).

La Fig. 2.4(a) correspond au cas sans détoxification, c'est-à-dire $g(p) = 0$, où les régions \mathcal{J}_6 et \mathcal{J}_7 sont vides. D'autre part, la Fig. 2.4(c) correspond au cas où la tangente de Γ_1 au point (p_c, λ_2) est au-dessus de Γ_4 , où la région \mathcal{J}_5 a disparu. De plus, les sous-régions $\mathcal{J}_8 \subset \mathcal{J}_7$ et $\mathcal{J}_9 \subset \mathcal{J}_6$ dans lesquelles E_c est instable peuvent apparaître, voir Fig. 2.4(d) et Fig. 2.5(b). La construction de ces régions sera expliquée à la section suivante. Le comportement du système dans chacune des neuf régions $\mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_9$ est donné par le théorème 2.5. Ce comportement est résumé dans le tableau 2.3.

Avant de donner la construction des régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 , nous exposons dans la section suivante deux conditions suffisantes de stabilité de l'équilibre strictement positif, pour lesquelles les régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 sont nécessairement vides.

2.5.6 Conditions suffisantes de stabilité de l'équilibre de coexistence

Comme corollaire du Théorème 2.6, il est facile de voir que $b_1(D) < 0$ est une condition nécessaire pour que l'équilibre de coexistence E_c soit instable. Par conséquent, on a le résultat suivant :

Proposition 2.5.2 *Soit D tel que $b_1(D) > 0$. Pour toutes les valeurs des paramètres opératoires S^0 et p^0 , l'équilibre strictement positif E_c est LES dès qu'il existe.*

En conséquence à ce résultat, nous avons la condition graphique suivante qui affirme que dans le cas représenté sur la Fig. 2.4(b), l'équilibre strictement positif est stable pour toutes les valeurs des paramètres opératoires.

Proposition 2.5.3 *Soit $D > 0$ fixé. Supposons que la tangente à Γ_1 au point $(p_c(D), \lambda_2(D))$ est en dessous de Γ_4 , voir Fig. 2.4(b). Alors $b_1(D) > 0$ de sorte que pour toutes les valeurs des paramètres opératoires S^0 et p^0 , l'équilibre strictement positif E_c est LES lorsqu'il existe.*

Démonstration. Soit D fixé et soit $F(p^0) = f_1^{-1}\left(\frac{D}{f(p^0)}\right)$. La courbe Γ_1 est le graphe de la fonction $S^0 = F(p^0)$. En utilisant $f_1(\lambda_2) f(p_c) = D$, on obtient que la pente $F'(p_c)$ de la tangente de Γ_1 au point (p_c, λ_2) est donnée par

$$F'(p_c) = \frac{1}{f_1'\left(f_1^{-1}\left(\frac{D}{f(p_c)}\right)\right)} \frac{-Df'(p_c)}{f^2(p_c)} = \frac{1}{f_1'(\lambda_2)} \frac{-f'(p_c)f_1(\lambda_2)}{f(p_c)}.$$

Comme la pente de la droite Γ_4 est $D/g(p_c)$, la condition $F'(p_c) < D/g(p_c)$ est équivalente à

$$Df_1'(\lambda_2) f(p_c) + f'(p_c)f_1(\lambda_2) g(p_c) > 0.$$

Des calculs simples montrent que

$$b_1(D) = f_2'(\lambda_2) M + Df(p_c)f_1'(\lambda_2) [f_2'(\lambda_2) + 2g'(p_c)],$$

où $M = Df_1'(\lambda_2) f(p_c) + f'(p_c)f_1(\lambda_2) g(p_c) > 0$. Par conséquent, $b_1(D) > 0$, et donc le résultat escompté est obtenu en utilisant la Proposition 2.5.2. \square

Supposons que la condition dans la Proposition 2.5.3 est satisfaisante. Puisque Γ_1 a une asymptote verticale, elle peut couper la droite Γ_4 au moins à un deuxième point, différent de (p_c, λ_2) , voir Fig. 2.4(b). Pour simplifier, nous supposons qu'il n'y a qu'un seul point d'intersection. Ce qui est le cas, par exemple, si Γ_1 est convexe. Un exemple présentant une courbe non convexe Γ_1 sera examiné dans la Section 2.6.4. Une condition suffisante pour la convexité de Γ_1 ($F'' \geq 0$) est donnée par le résultat suivant.

Lemme 2.5.3 *Si $f_1'' \leq 0$ et $(1/f)'' \geq 0$ alors $F'' \geq 0$.*

Démonstration. A partir de $F(p) = f_1^{-1}\left(\frac{D}{f(p)}\right)$ on déduit que $F'(p) = \frac{D}{f_1(F(p))} \left(\frac{1}{f(p)}\right)'$. Puisque $\left(\frac{1}{f(p)}\right)' = \frac{-f'(p)}{f^2(p)} > 0$, nous avons $F'(p) > 0$. Par conséquent

$$F''(p) = \frac{-Df_1''(F(p))F'(p)}{[f_1'(F(p))]^2} \left(\frac{1}{f(p)}\right)' + \frac{D}{f_1'(F(p))} \left(\frac{1}{f(p)}\right)''.$$

Comme $f_1'' \leq 0$, $F' > 0$, $\left(\frac{1}{f(p)}\right)' > 0$ et $\left(\frac{1}{f(p)}\right)'' \geq 0$, nous avons $F'' \geq 0$. \square

Nous donnons maintenant une seconde condition suffisante sur les paramètres biologiques tels que l'équilibre strictement positif E_c soit stable lorsqu'il existe. Pour cela nous considérons le modèle (2.30) avec $f(p) = e^{-\mu p}$, $p \geq 0$, et les fonctions f_i , $i = 1, 2$, et g donnés par (2.2).

Proposition 2.5.4 *Supposons que l'équilibre strictement positif E_c existe. Si*

$$K_1 < K_2 \quad \text{et} \quad \mu_0 \leq \mu \leq \mu_1 \tag{2.69}$$

avec

$$\mu_0 = \frac{2}{\sqrt{K^2 + 4K} - K} \ln\left(\frac{m_1 K_2}{m_2 K_1}\right), \quad \mu_1 = 2 \frac{m_2 K_1}{m_1 K_2},$$

alors $b_1(D) > 0$ pour tout D . Ainsi pour toutes les valeurs des paramètres opératoires D , S^0 et p^0 , l'équilibre strictement positif E_c est LES.

Démonstration. Rappelons que $b_1 = b_1(D)$ est donné par (2.53) :

$$b_1 = 2\alpha D(\beta + \gamma) - \beta E\phi,$$

où E est défini par (2.39) et α , β , γ et ϕ sont définis par (2.40). À partir de $g(p) = \frac{\delta p}{K+p}$ et $g'(p) = \frac{\delta K}{(K+p)^2}$, on obtient $g(p) \leq g'(p)$ si et seulement si $(K+p)p \leq K$. Par conséquent p est entre les racines de l'équation $p^2 + Kp - K = 0$. Comme $p \geq 0$, nous avons

$$g(p) \leq g'(p) \iff 0 \leq p \leq \frac{\sqrt{K^2 + 4K} - K}{2}. \tag{2.70}$$

Des calculs simples montrent que

$$p_c(D) = \frac{1}{\mu} \ln\left(\frac{m_1 K_2}{m_2 K_1 + D(K_2 - K_1)}\right).$$

Puisque $K_1 < K_2$, p_c est décroissante. Ainsi, en utilisant $\mu \geq \mu_0$, on a

$$p_c(D) < p_c(0) = \frac{1}{\mu} \ln\left(\frac{m_1 K_2}{m_2 K_1}\right) \leq \frac{\sqrt{K^2 + 4K} - K}{2}.$$

Par conséquent, en utilisant (2.70), on obtient

$$g(p_c) \leq g'(p_c). \tag{2.71}$$

Maintenant, en utilisant (2.71), (2.40) et (2.39) ainsi que $f'(p) = -\mu f(p)$, on a

$$b_1(D) \geq f(p_c(D)) g(p_c(D)) M, \text{ avec } M = 2Df'_1(\lambda_2(D)) - \mu f_1(\lambda_2(D))f'_2(\lambda_2(D)).$$

Ainsi, si $M > 0$ alors $b_1(D) > 0$. Des calculs simples montrent que

$$f_1(\lambda_2(D)) = \frac{m_1 K_2 D}{m_2 K_1 + D(K_2 - K_1)}, \quad f'_1(\lambda_2(D)) = \frac{m_1 K_1 (m_2 - D)^2}{(m_2 K_1 + D(K_2 - K_1))^2},$$

$$f'_2(\lambda_2(D)) = \frac{(m_2 - D)^2}{m_2 K_2}.$$

D'où

$$M = \frac{m_1 D (D - m_2)^2}{m_2 (m_2 K_1 + D(K_2 - K_1))^2} N, \text{ avec } N = K_1 m_2 (2 - \mu) + \mu D (K_1 - K_2).$$

Ainsi, M est strictement positif si et seulement si $N > 0$. En utilisant $p_c(D) > 0$ nous avons

$$D(K_1 - K_2) > m_2 K_1 - m_1 K_2,$$

dont nous en déduisons que

$$N > K_1 m_2 (2 - \mu) + \mu (m_2 K_1 - m_1 K_2) = 2K_1 m_2 - \mu m_1 K_2.$$

Donc, à partir de $\mu \leq \mu_1$ on a $N > 0$. Ainsi si (2.69) est satisfaite alors $b_1(D) > 0$, et donc le résultat énoncé est obtenu en utilisant la Proposition 2.5.2. \square

2.5.7 Construction des régions d'instabilité dans le plan (p^0, S^0)

Dans le cas représenté sur la Fig. 2.4(c), E_c n'est pas nécessairement stable comme le cas représenté sur la Fig. 2.4(b). Par conséquent, les sous-régions $\mathcal{J}_8 \subset \mathcal{J}_7$ et $\mathcal{J}_9 \subset \mathcal{J}_6$ peuvent se produire, sur lesquelles E_c est instable, voir Fig. 2.4(d) et Fig. 2.5(b). Nous décrivons ci-dessous comment ces régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 sont construites. La condition nécessaire sur le paramètre D pour lequel l'équilibre E_c est instable est $D \in I_3$, comme indiqué dans le Théorème 2.6. Supposons que I_3 défini par

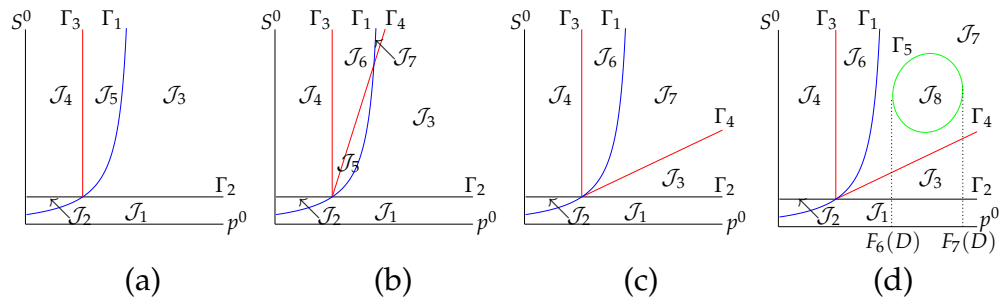


FIGURE 2.4 – Diagrammes opératoires illustratifs : (a) correspond au cas sans détoxification ; dans le cas (b), E_c est stable dès qu'il existe ; dans le cas (c) la stabilité de E_c ne se produit pas toujours et une région d'instabilité peut apparaître comme indiqué dans le cas (d).

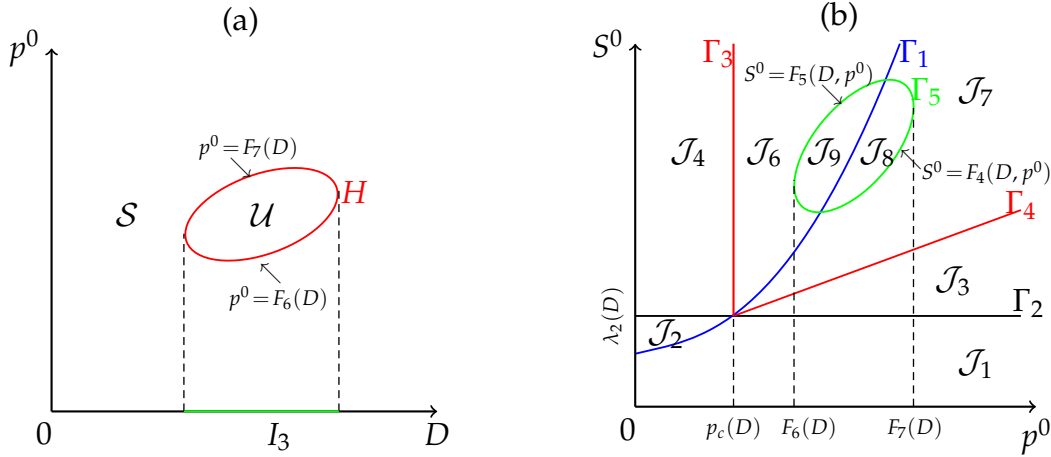


FIGURE 2.5 – (a) : La courbe H définie par (2.73) sépare le plan opératoire (D, p^0) en deux régions ; la région bornée \mathcal{U} dans laquelle E_c est instable, et la région \mathcal{S} dans laquelle E_c stable. (b) : La construction de la courbe Γ_5 lorsque D est fixé dans le sous-ensemble I_3 et $F_6(D) < p^0 < F_7(D)$. La figure illustre un cas où Γ_5 coupe Γ_1 de sorte que les deux régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 existent.

(2.60) est non vide. Pour simplifier, nous supposons que I_3 est un sous-intervalle de I_c , comme le montre la Fig. 2.5(a). La courbe H de l'équation

$$H = \left\{ (D, p^0) : a_1(D, p^0) < 0, \Delta(D, p^0) = 0 \right\} \quad (2.72)$$

sépare le plan opératoire (D, p^0) en deux régions : la région bornée \mathcal{U} dans laquelle $a_1(D, p^0) < 0$ et $\Delta(D, p^0) > 0$, c'est-à-dire que la condition (2.50) est satisfaite, et la région \mathcal{S} où cette condition n'est pas satisfaite, voir Fig. 2.5(a). Notons que H est simplement l'union des graphes des fonctions $p^0 = F_6(D)$ et $p^0 = F_7(D)$, données par (2.61), où $D \in I_3$. Soit $(D, p^0) \in \mathcal{U}$. Ainsi $D \in I_3$ et $F_6(D) < p^0 < F_7(D)$. Donc, d'après le Théorème 2.6, E_c est instable si et seulement si $F_4(D, p^0) < S^0 < F_5(D, p^0)$.

Pour $D \in I_3$ fixé, l'équation $F_3(D, p^0, S^0) = 0$ définit une courbe fermée Γ_5 dans le plan opératoire (p^0, S^0) , voir Fig. 2.4(d) et Fig. 2.5(b). Notons que Γ_5 est simplement l'union des graphes des fonctions $S^0 = F_4(D, p^0)$ et $S^0 = F_5(D, p^0)$, données par (2.51), avec $D \in I_3$ et $F_6(D) < p^0 < F_7(D)$.

La courbe Γ_5 peut n'avoir aucune intersection avec la courbe Γ_1 , comme le montre la Fig. 2.4(d). Elle définit alors une sous-région \mathcal{J}_8 de la région \mathcal{J}_7 . Dans ce cas, nous désignons simplement par la même lettre \mathcal{J}_7 , le complément de \mathcal{J}_8 dans la région \mathcal{J}_7 , voir Fig. 2.4(d). D'autre part, la courbe Γ_5 peut couper la courbe Γ_1 , comme le montre la Fig. 2.5(b). Elle définit alors deux sous-régions $\mathcal{J}_8 \subset \mathcal{J}_7$ et $\mathcal{J}_9 \subset \mathcal{J}_6$. Pour plus de simplicité, nous désignons par la même lettre \mathcal{J}_7 , le complément de \mathcal{J}_8 dans la région \mathcal{J}_7 et par la même lettre \mathcal{J}_6 le complément de \mathcal{J}_9 dans la région \mathcal{J}_6 , voir Fig. 2.5(b). Avec ces notations, E_c est instable dans la sous-région bornée $\mathcal{J}_8 \cup \mathcal{J}_9$ de l'existence de E_c , et stable dans sa région complémentaire $\mathcal{J}_6 \cup \mathcal{J}_7$.

Dans la Fig. 2.5(a) nous avons supposé que I_3 est un sous-intervalle de I_c . En fait, si nous voulons déterminer I_3 nous devons fixer les paramètres biologiques du

Régions	\mathcal{J}_1	\mathcal{J}_2	\mathcal{J}_3	\mathcal{J}_4	\mathcal{J}_5	\mathcal{J}_6	\mathcal{J}_7	\mathcal{J}_8	\mathcal{J}_9
E_0	S	I	I	I	I	I	I	I	I
E_1		S		S	I	I			I
E_2			S	I	S	I	I	I	I
E_c						S	S	I	I

TABLE 2.3 – L’existence et la stabilité des équilibres dans les régions des diagrammes opératoires de Fig. 2.4, Fig. 2.5(b), Fig. 2.9(b), Fig. 2.10, Fig. 2.12(b), Fig. 2.13(b), Fig. 2.14(b), Fig. 2.15(b) et Fig. 2.16. Le symbole S se lit stable, le symbole I se lit instable. S’il n’y a pas de symbole, cela signifie que le point d’équilibre n’existe pas dans ce cas.

modèle, puis nous devons tracer les graphes des cinq fonctions apparaissant dans la définition (2.60) de I_3 . Ensuite, nous considérons le sous-ensemble sur lequel ces fonctions ont le signe déterminé, voir Fig. 2.8. Par conséquent, la détermination de la stabilité de E_c , par rapport aux paramètres biologiques et opératoires, est réduite à la détermination du signe des cinq fonctions qui ne dépendent que du taux de dilution D . Nous verrons dans les exemples donnés dans la Section 2.6 que l’intervalle I_3 est en effet un sous-intervalle de l’intervalle $I_c =]D_1, D_2[$, défini par (2.35), de l’une des trois formes présentées dans le Tableau 2.4.

Cas	Intervalle I_3	Figures
Gauche	$I_3 = (D_1, D_3)$, avec $D_1 < D_3 < D_2$	Fig. 2.9(a) et Fig. 2.12(a)
Centre	$I_3 = (D_3, D_4)$, avec $D_1 < D_3 < D_4 < D_2$	Fig. 2.13(a) et Fig. 2.15(a)
Droite	$I_3 = (D_3, D_2)$, avec $D_1 < D_3 < D_2$	Fig. 2.14(a)

TABLE 2.4 – Trois formes de l’intervalle I_3 .

Les diagrammes opératoires illustrés dans la Fig. 2.4 et la Fig. 2.5 sont donnés uniquement comme des exemples illustratifs, montrant que notre analyse donne une description complète du comportement du système pour une grande classe de fonctions de croissance.

2.5.8 Diagrammes opératoires dans le plan (D, S^0)

Nous allons maintenant fixer le paramètre opératoire p^0 et déterminer les régions d’existence et de stabilité des équilibres dans le plan opératoire (D, S^0) , voir Fig. 2.6 et Fig. 2.7(b). Le Tableau 2.5 donne la description des courbes Γ_i , $i = 1..5$, dans le plan opératoire (D, S^0) , où $p^0 > 0$ est fixé.

Supposons que les courbes Γ_1 et Γ_2 se coupent en un seul point $(\bar{D}(p^0), \bar{S}^0(p^0))$ du plan. Ce qui est le cas, par exemple, si f_1 et f_2 sont des fonctions de Monod. Alors les courbes Γ_3 et Γ_4 se coupent au même point, voir Fig. 2.6 et Fig. 2.7(b). Dans ce cas, les courbes Γ_i , $i = 1..4$, séparent le plan opératoire (D, S^0) au plus en sept régions distinctes, comme illustré sur la Fig. 2.6(b) ci-dessous, étiquetées \mathcal{J}_1 ,

Frontière	Équation dans (D, S^0) , avec p^0 fixé
Γ_1	Graphe de $D = f(p^0)f_1(S^0)$
Γ_2	Graphe de $D = f_2(S^0)$
Γ_3	Ligne verticale $D = \bar{D}(p^0)$, et $S^0 > \bar{S}^0(p^0)$
Γ_4	Graphe de $S^0 = F_2(D, p^0)$ et $D > \bar{D}(p^0)$
Γ_5	Graphes de $S^0 = F_4(D, p^0)$ ou $S^0 = F_5(D, p^0)$

TABLE 2.5 – Frontière des régions dans le plan opératoire (D, S^0) .

$\mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3, \mathcal{J}_4, \mathcal{J}_5, \mathcal{J}_6$ et \mathcal{J}_7 . Certaines de ces régions peuvent être vides comme il est représenté sur la Fig. 2.6(a,c). La Fig. 2.6(a) correspond au cas sans détoxification, c'est-à-dire $g(p) = 0$, où les régions \mathcal{J}_6 et \mathcal{J}_7 sont vides. D'autre part, la Fig. 2.6(c) correspond au cas où la tangente à Γ_1 au point (\bar{D}, \bar{S}^0) est en-dessous de la tangente à Γ_4 , où la région \mathcal{J}_5 a disparu. De plus, les sous-régions $\mathcal{J}_8 \subset \mathcal{J}_7$ et $\mathcal{J}_9 \subset \mathcal{J}_6$ peuvent se produire, sur lesquelles E_c est instable, voir Fig. 2.6(d) et Fig. 2.7(b). La construction de ces régions sera expliquée à la section suivante ci-dessous. Le comportement du système dans chacune des neuf régions $\mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_9$ est donné par le Théorème 2.5. Ce comportement est résumé dans le Tableau 3.3.

2.5.9 Construction des régions d'instabilité dans le plan (D, S^0)

Dans le cas représenté sur la Fig. 2.6(c), E_c n'est pas nécessairement stable. Par conséquent, les sous-régions $\mathcal{J}_8 \subset \mathcal{J}_7$ et $\mathcal{J}_9 \subset \mathcal{J}_6$ peuvent se produire, sur lesquelles E_c est instable, voir Fig. 2.6(d) et Fig. 2.7(b). La condition nécessaire sur le paramètre D pour lequel l'équilibre E_c est instable est $D \in I_3$, comme indiqué dans le Théorème 2.6.

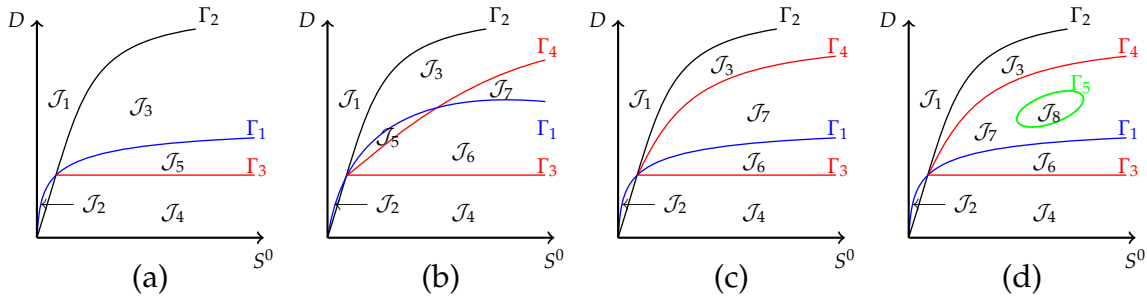


FIGURE 2.6 – Diagrammes opératoires illustratifs : (a) correspond au cas sans détoxification ; dans le cas (b), les courbes Γ_1 et Γ_4 se coupent en deux points de sorte que la région \mathcal{J}_5 apparaît ; dans le cas (c) la stabilité de E_c ne se produit pas toujours et une région d'instabilité peut apparaître comme indiqué dans le cas (d).

Supposons que I_3 défini par (2.60) est non vide. Pour simplifier, nous supposons que I_3 est un sous-intervalle de I_c , comme le montre la Fig. 2.7(a). La courbe H d'équation

$$H = \left\{ (D, p^0) : a_1(D, p^0) < 0, \Delta(D, p^0) = 0 \right\} \quad (2.73)$$

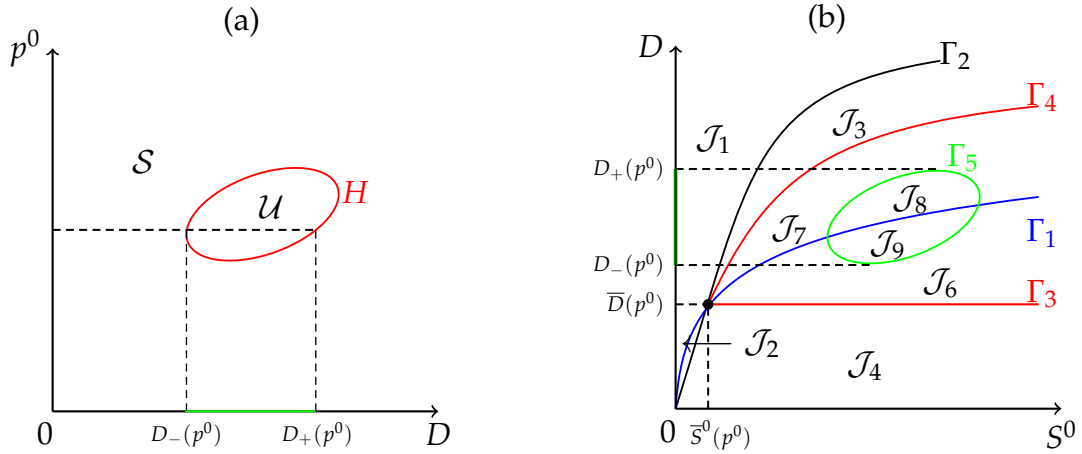


FIGURE 2.7 – (a) : La courbe H définie par (2.73) sépare le plan opératoire (D, p^0) en deux régions ; la région bornée \mathcal{U} dans laquelle E_c est instable, et la région \mathcal{S} dans laquelle E_c est stable. (b) : La construction de la courbe Γ_5 lorsque p^0 est fixé et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$. La figure illustre un cas où Γ_5 coupe Γ_1 de sorte que les deux régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 existent.

sépare le plan opératoire (D, p^0) en deux régions : la région bornée \mathcal{U} dans laquelle $a_1(D, p^0) < 0$ et $\Delta(D, p^0) > 0$, c'est-à-dire que la condition (2.50) est satisfaite, et la région \mathcal{S} où cette condition n'est pas satisfaite, voir Fig. 2.7(a). Notons que H est simplement l'union des graphes des fonctions $p^0 = F_6(D)$ et $p^0 = F_7(D)$, données par (2.61). Soit $(D, p^0) \in \mathcal{U}$. Ainsi $D \in I_3$ et $F_6(D) < p^0 < F_7(D)$. Donc, d'après le Théorème 2.6, E_c est instable si et seulement si $F_4(D, p^0) < S^0 < F_5(D, p^0)$.

Pour p^0 fixé et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$, l'équation $F_3(D, p^0, S^0) = 0$ définit une courbe fermée Γ_5 dans le plan opératoire (D, S^0) , voir Fig. 2.6(d) et Fig. 2.7(b). Notons que Γ_5 est simplement l'union des graphes des fonctions $S^0 = F_4(D, p^0)$ et $S^0 = F_5(D, p^0)$, données par (2.51).

La courbe Γ_5 peut n'avoir aucune intersection avec la courbe Γ_1 , comme le montre la Fig. 2.6(d). Elle définit alors une sous-région \mathcal{J}_8 de la région \mathcal{J}_7 . D'autre part, la courbe Γ_5 peut couper la courbe Γ_1 , comme le montre la Fig. 2.7(b). Elle définit alors deux sous-régions $\mathcal{J}_8 \subset \mathcal{J}_7$ et $\mathcal{J}_9 \subset \mathcal{J}_6$. Avec ces notations, E_c est instable dans la sous-région bornée $\mathcal{J}_8 \cup \mathcal{J}_9$ de l'existence de E_c , et stable dans sa région complémentaire $\mathcal{J}_6 \cup \mathcal{J}_7$.

Régions	\mathcal{J}_1	\mathcal{J}_2	\mathcal{J}_3	\mathcal{J}_4	\mathcal{J}_5	\mathcal{J}_6	\mathcal{J}_7	\mathcal{J}_8	\mathcal{J}_9
E_0	S	I	I	I	I	I	I	I	I
E_1		S		S	I	I			I
E_2			S	I	S	I	I	I	I
E_c						S	S	I	I

TABLE 2.6 – L'existence et la stabilité des équilibres dans les régions des diagrammes opératoires de Fig. 2.6, Fig. 2.7(b), Fig. 2.18, Fig. 2.19 et Fig. 2.20. Le symbole S se lit stable, le symbole I se lit instable. S'il n'y a pas de symbole, cela signifie que le point d'équilibre n'existe pas dans ce cas.

Les diagrammes opératoires illustrés dans la Fig. 2.6 et la Fig. 2.7 sont donnés uniquement comme des exemples illustratifs, montrant que notre analyse donne une description complète du comportement du système pour une grande classe de fonctions de croissance. Notons que pour tracer les diagrammes opératoires, nous devons choisir les fonctions f , f_1 , f_2 , et g dans le système (2.30) et fixer les valeurs des paramètres biologiques. Nous illustrons cela dans la section suivante pour divers exemples qui ont été considérés dans la littérature.

2.5.10 La conjecture de Hsu et Waltman

Hsu et Waltman [21] ont conjecturé que pour les fonctions de croissance données par (2.2), si E_c et E_1 existent, alors le système n'a pas de cycle limite. Une condition nécessaire pour que cette conjecture soit vraie est que E_c soit nécessairement stable si E_1 existe. Puisque E_1 est instable dans la région \mathcal{J}_6 , si la conjecture est vraie, alors la sous-région \mathcal{J}_9 de la région \mathcal{J}_6 sur laquelle E_c est instable, ne peut pas exister. Nous n'avons pas pu trouver un ensemble de paramètres biologiques tels que cette région soit non vide et toutes les simulations données dans la Section 2.6 montrent que la région \mathcal{J}_9 n'existe jamais pour les fonctions de croissance de Monod données par (2.2). Cependant, nous allons montrer que cette région peut exister pour les fonctions de croissance de Holling de type 3 (2.74), comme indiqué dans la Section 2.6.4. Par conséquent, la conjecture de Hsu et Waltman n'est plus vraie dans le cas où les fonctions de croissance sont de monotonie générale.

2.6 Exemples

Dans cette section, à l'exception de la Section 2.6.4, nous considérons le modèle (2.30) avec $f(p) = e^{-\mu p}$, $p \geq 0$, et les fonctions f_i , $i = 1, 2$, et g donnés par (2.2). Nous allons montrer l'utilité de nos résultats sur la construction du diagramme opératoire correspondant à divers ensemble de paramètres biologiques rencontrés dans la littérature, en particulier ceux qui sont considérés dans [21, 25].

Nous considérons les valeurs des paramètres de Hsu et Waltman [21], voir le cas 1, dans le Tableau 2.7. La modification de l'un de ces paramètres donnée dans le cas 2 du Tableau 2.7 illustre la dépendance du diagramme opératoire par rapport aux paramètres biologiques, comparer les Figs 2.9(b) et 2.10(b).

Nous considérons les valeurs des paramètres de Lenski et Hattingh [25], voir le cas 3, dans le Tableau 2.7. Les modifications de l'un de ces paramètres biologiques données dans le cas 4 ou le cas 5 du Tableau 2.7 illustrent à nouveau la dépendance du diagramme opératoire par rapport aux paramètres biologiques, comparer les Figs 2.11(b), 2.12(b) et 2.13(b). Ces modifications clarifient aussi les remarques de [25] sur la déstabilisation de l'équilibre de coexistence lorsque les paramètres biologiques sont modifiés.

Nous considérons également deux ensembles de paramètres biologiques qui ne sont pas tirés de la littérature existante, et qui sont choisis en raison de leurs propriétés intéressantes, voir les cas 6 et 7, dans le Tableau 2.7.

Notons que les fonctions f_1 et f satisfont les conditions du Lemme 2.5.3. Par conséquent Γ_1 coupe Γ_4 au plus en un point différent de $(p_c(D), \lambda_2(D))$.

Paramètres	m_1	m_2	K_1	K_2	δ	K	μ	Figures
Cas 1	5	6	0.5	3.5	50	0.1	5	Figs. 2.8, 2.9, 2.18, 2.19 et 2.20
Cas 2	5	6	0.5	3.5	0.02	0.1	5	Fig. 2.10(a)
Cas 3	0.7	0.7	5	10	1	10	1	Fig. 2.10(b)
Cas 4	0.7	0.7	5	10	1	0.035	1	Fig. 2.12
Cas 5	0.7	0.7	0.4	10	1	10	1	Fig. 2.13
Cas 6	8	3	2.5	1	5	0.01	3	Fig. 2.14
Cas 7	1	0.01	1	1	0.5	0.007	1	Fig. 2.15 et Fig. 2.16

TABLE 2.7 – Valeurs nominales des paramètres.

2.6.1 Les valeurs des paramètres de Hsu et Waltman [21]

Les valeurs des paramètres considérées par [21] sont données par le Tableau 2.7, Cas 1. Le traçage des fonctions $b_1(D)$, $\Delta_1(D)$, $\Delta_2(D)$, $a_1(z(D))$ et $\Delta(z(D))$, voir Fig. 2.8, montrent que

$$I_3 = (0, D_3), \quad \text{avec} \quad D_3 \approx 2.0578.$$

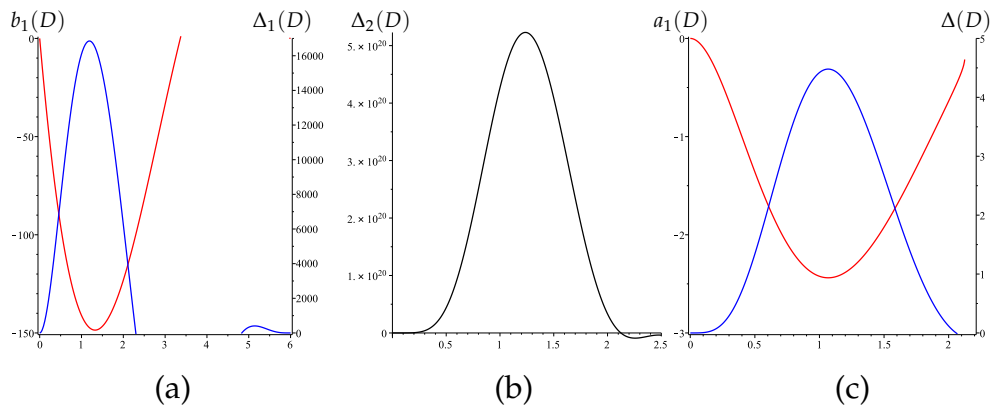


FIGURE 2.8 – Représentations graphiques de (a) : $b_1(D)$ (en rouge) et $\Delta_1(D)$ (en bleu); (b) : $\Delta_2(D)$; (c) : $a_1(z(D))$ (en rouge) et $\Delta(z(D))$ (en bleu). Ces courbes montrent que les conditions dans la définition (2.6o) de I_3 sont satisfaites pour $0 < D < D_3$ avec $D_3 \approx 2.0578$. Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 1.

Le tracé de la courbe H définie par (2.73) est représenté dans la Fig. 2.9(a). La courbe H sépare le plan (D, p^0) en deux régions \mathcal{U} et \mathcal{S} . Maintenant, nous déterminons le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 1 \in I_3$. Remarquons que

$$F_6(1) \approx 0.4034, \quad F_7(1) \approx 2.108.$$

Le tracé de la courbe Γ_5 , défini par (2.68), avec $D = 1$, est représenté sur la Fig. 2.9(b). En utilisant le Théorème 2.6, on obtient le résultat suivant :

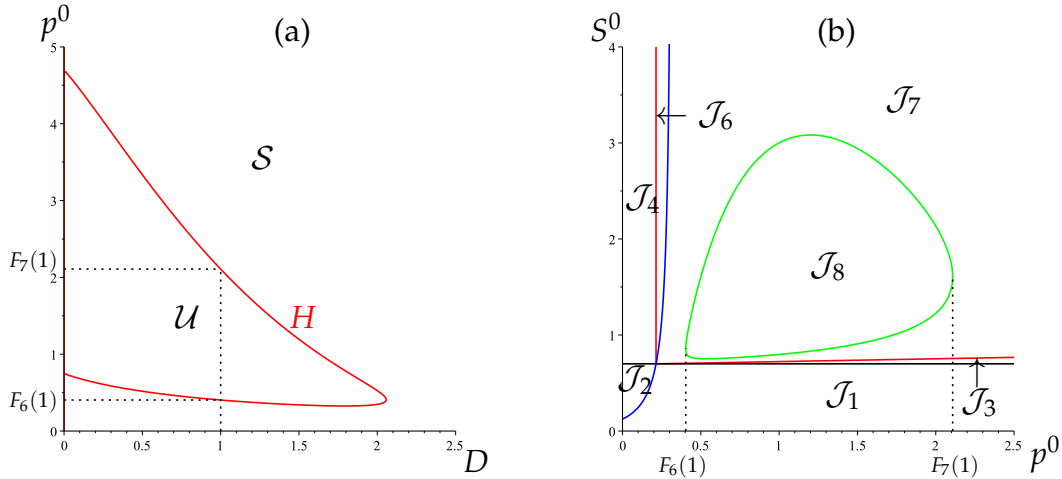


FIGURE 2.9 – Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 1. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 1$.

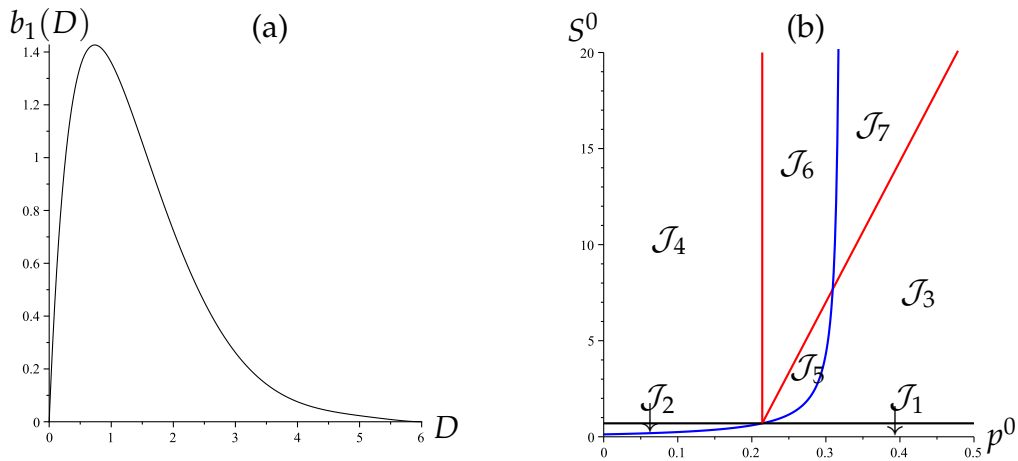


FIGURE 2.10 – (a) : Le graphe de $b_1(D)$ montre que $b_1(D) > 0$ pour tout D , donc E_c est LES lorsqu'il existe. (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 1$. Les régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 sont vides. Les valeurs de paramètres biologiques sont donnés dans le tableau 2.7, Cas 2.

Affirmation 1 *Considérons les paramètres biologiques donnés par le Tableau 2.7, Cas 1. L'équilibre de coexistence E_c est instable seulement si $D \in I_3$ et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$ où \mathcal{U} est représentée dans la Fig. 2.9(a). Pour $D = 1$, E_c est instable si et seulement si $(S^0, p^0) \in \mathcal{J}_8$ où la région \mathcal{J}_8 est représentée dans la Fig. 2.9(b).*

Remarquons que $(S^0 = 1, p^0 = 1) \in \mathcal{J}_8$, ce qui est en accord avec le résultat de [21]. Le résultat de l'Affirmation 1 montre l'étendue de la région de paramètres dans laquelle l'équilibre de coexistence est instable.

Nous considérons maintenant la dépendance du diagramme opératoire aux paramètres biologiques. Pour ce faire, nous considérons les valeurs des paramètres donnés dans le Tableau 2.7, Cas 2, où les paramètres sont les mêmes que ceux du Cas 1, sauf que δ est abaissé de 50 à 0.02. Le graphe de la fonction $b_1(D)$, voir Fig. 2.10(a), montre que $b_1(D) > 0$ pour tout $D \in [0, m_2)$. Par conséquent, selon la Proposition 2.5.2, nous avons le résultat suivant :

Affirmation 2 *Considérons les paramètres biologiques donnés par le Tableau 2.7, Cas 2. Puisque $b_1(D) > 0$ pour tout $D \in [0, m_2)$, alors pour tous les paramètres opératoires D, S^0, p^0 , l'équilibre de coexistence E_c est LES lorsqu'il existe.*

Le diagramme opératoire dans le plan (p^0, S^0) pour $D = 1$ est représenté dans la Fig. 2.10(b). La région \mathcal{J}_8 de l'instabilité de E_c n'existe pas comme prévu par l'Affirmation 2. Dans ce cas la tangente à Γ_1 au point (p_c, λ_2) est en dessous de Γ_4 . Par conséquent, toutes les régions $\mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_7$ existent et E_c est LES lorsqu'il existe comme prévu aussi par la Proposition 2.5.3.

2.6.2 Les valeurs des paramètres de Lenski et Hattingh [25]

Les valeurs des paramètres considérées dans [25], sont données par le Tableau 2.7, Cas 3. Le graphe de la fonction $b_1(D)$, voir Fig. 2.11(a), montre que $b_1(D) > 0$ pour tout $D \in [0, m_2[$. Par conséquent, selon la Proposition 2.5.2, nous avons le résultat suivant :

Affirmation 3 *Considérons les paramètres biologiques donnés par le Tableau 2.7, Cas 3. Puisque $b_1(D) > 0$ pour tout $D \in [0, m_2[$, alors pour tous les paramètres opératoires D, S^0, p^0 , l'équilibre de coexistence E_c est LES lorsqu'il existe.*

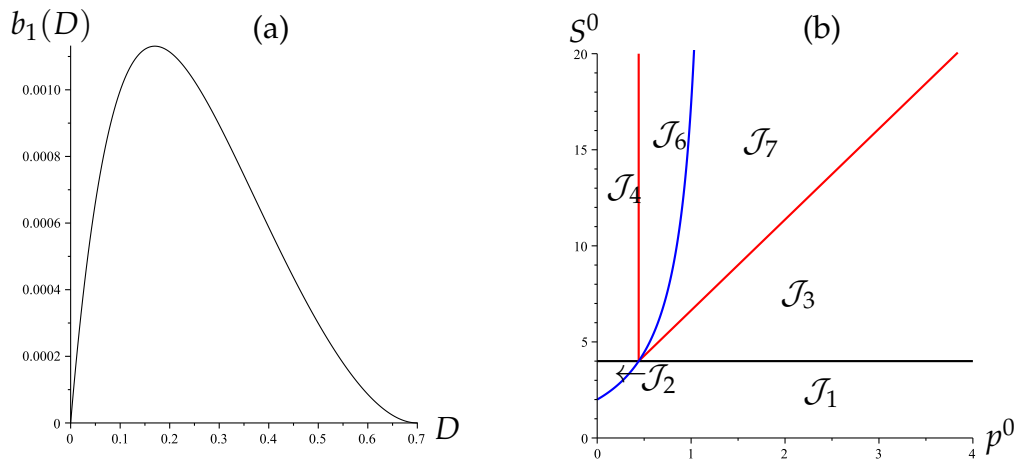


FIGURE 2.11 – (a) : Le graphe de $b_1(D)$ montre que $b_1(D) > 0$ pour tout D , donc E_c est LES lorsqu'il existe. (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2$. Les régions $\mathcal{J}_5, \mathcal{J}_8$ et \mathcal{J}_9 sont vides. Les valeurs des paramètres biologiques sont donnés par le Tableau 2.7, Cas 3.

Le résultat de l'Affirmation 3 donne une justification de l'Affirmation de [25]. C'est-à-dire que, pour $D = 0.2$, l'équilibre de coexistence E_c est LES lorsqu'il existe. Le diagramme opératoire dans le plan (p^0, S^0) pour $D = 0.2$ est représenté dans la Fig. 2.11(b). Notre diagramme est similaire au diagramme de [25], Fig. 1(b).

En fait, l'Affirmation 3 assure que la stabilité se produit pour toutes les valeurs de D , pas seulement pour $D = 0.2$, comme il est indiqué dans [25]. Donnons une preuve de ce résultat qui n'est pas basée sur un tracé numérique comme pour la preuve de l'Affirmation 2.

Preuve de l’Affirmation 3. Les paramètres biologiques données dans le Tableau 2.7, Cas 3, satisfont les conditions (2.69) de la Proposition 2.5.4. En effet, nous avons $\mu_0 \approx 0.76$ et $\mu_1 = 1$. Ainsi $\mu_0 \leq \mu \leq \mu_1$. La Proposition 2.5.4 s’applique et affirme que pour tous les paramètres opératoires D, S^0, p^0 , l’équilibre strictement positif E_c est stable dès qu’il existe. \square

Il faut noter que pour les paramètres biologiques donnés dans le Tableau 2.7, Cas 2, on a $\mu_0 \approx 0.342$ et $\mu = 5$, de sorte que la condition $\mu_0 \leq \mu \leq \mu_1$ n’est pas satisfaite. Alors, nous ne pouvons pas appliquer le résultat de la Proposition 2.5.4. Dans ce cas, nous devons utiliser le tracé de la courbe $b_1(D)$ pour montrer que E_c est LES, voir Fig. 2.10.

Nous considérons maintenant la dépendance du diagramme opératoire aux paramètres biologiques. À cet effet, nous remarquons que dans [25], il a également été déclaré que l’instabilité de E_c peut être réalisée de deux manières différentes :

- Premièrement, l’abaissement de la valeur de K_1 peut déstabiliser E_c : Les auteurs prétendaient que dans le cas limite $K_1 = 0$, E_c existe et instable lorsque $D = 0.2, p^0 = 2.5$ et $S^0 = 20$.

- Deuxièmement, l’abaissement de la valeur de K tout en augmentant μ peut déstabiliser E_c : les auteurs prétendaient que dans le cas limite $K = 0$, si $\mu = 10$, alors E_c existe et instable lorsque $D = 0.2, p^0 = 2.5$ et $S^0 = 20$.

Nous montrons ci-après comment notre analyse peut clarifier cette question.

On voit par les inégalités $\mu_0 \leq \mu \leq \mu_1$ dans (2.69) que l’abaissement de la valeur de K_1 augmentera la valeur de μ_0 et diminuera celle de μ_1 de sorte que les inégalités $\mu_0 \leq \mu \leq \mu_1$ changent de sens, ce qui donne donc la possibilité d’une instabilité. D’autre part, l’abaissement de la valeur de K augmentera celle de μ_0 , de sorte que l’inégalité $\mu_0 \leq \mu$ change de sens, donnant ainsi la possibilité d’instabilité.

Considérons les valeurs des paramètres données dans le Tableau 2.7, Cas 4, où les paramètres sont les mêmes que ceux du Cas 3, sauf que la valeur de K est abaissée de 10 à 0.035. Pour ces valeurs des paramètres, on a $\mu_0 \approx 4.06$ et $\mu_1 = 1$, de sorte que l’inégalité $\mu_0 \leq \mu$ change de sens. En effet, nous pouvons voir que l’instabilité de E_c peut se produire. Les graphes des fonctions $b_1(D), \Delta_1(D), \Delta_2(D), a_1(z(D))$ et $\Delta(z(D))$, voir Fig. 2.12, montrent que

$$I_3 = (0, D_3), \quad \text{avec} \quad D_3 \approx 0.2155.$$

Le tracé de la courbe H définie par (2.73) est illustrée dans la Fig. 2.12(a). La courbe H sépare le plan (D, p^0) en deux régions \mathcal{U} et \mathcal{S} . Maintenant, nous déterminons le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2 \in I_3$. Remarquons que

$$F_6(0.2) \approx 3.602, \quad F_7(0.2) \approx 6.119.$$

Le tracé de la courbe Γ_5 , défini par (2.68), avec $D = 0.2$, est représenté sur la Fig. 2.12(b). En utilisant le Théorème 2.6, on obtient le résultat suivant :

Affirmation 4 *Considérons les paramètres biologiques donnés par le tableau 2.7, Cas 4. L’équilibre de coexistence E_c est instable seulement si $D \in I_3$ et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$ où \mathcal{U} est représentée dans la Fig. 2.12(a). Pour $D = 0.2$, E_c est instable si et seulement si $(S^0, p^0) \in \mathcal{J}_8$ où la région \mathcal{J}_8 est représentée dans la Fig. 2.12(b).*

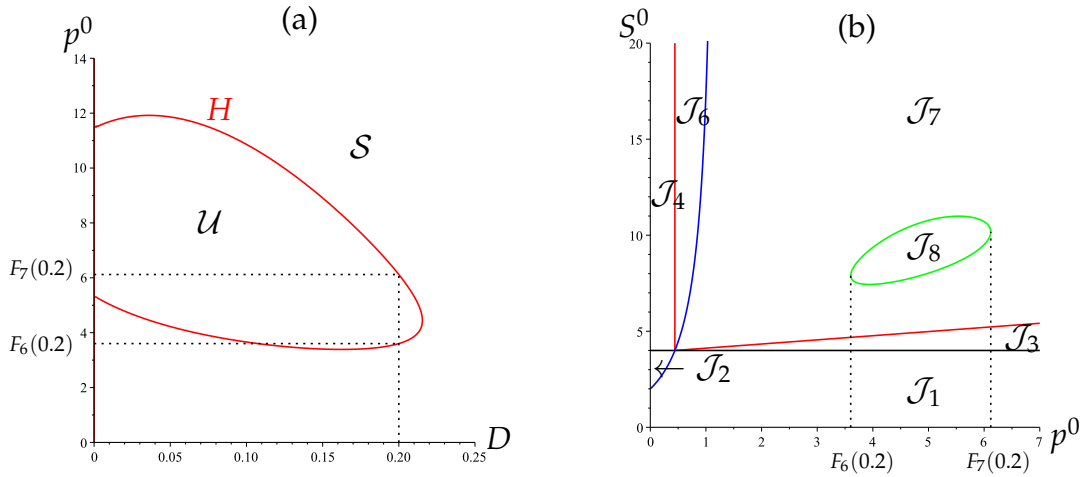


FIGURE 2.12 – Les paramètres biologiques sont donnés par le Tableau 2.7, Cas 4. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2$.

Considérons les valeurs des paramètres données dans le Tableau 2.7, Cas 5, où les paramètres sont les mêmes que ceux du Cas 3, sauf que la valeur de K_1 est abaissée de 5 à 0.4. Pour ces valeurs des paramètres, on a $\mu_0 \approx 3.51$ et $\mu_1 = 0.08$, donc les inégalités $\mu_0 \leq \mu \leq \mu_1$ changent de sens. En effet, nous pouvons voir que l'instabilité de E_c peut se produire. Les graphes des fonctions $b_1(D)$, $\Delta_1(D)$, $\Delta_2(D)$, $a_1(z(D))$ et $\Delta(z(D))$, voir Fig. 2.8, montrent que

$$I_3 = (D_3, D_4), \quad \text{avec} \quad D_3 \approx 0.1691, \quad D_4 \approx 0.5236.$$

Le tracé de la courbe H définie par (2.73) est illustrée dans la Fig. 2.13(a). La courbe H sépare le plan (D, p^0) en deux régions \mathcal{U} et \mathcal{S} .

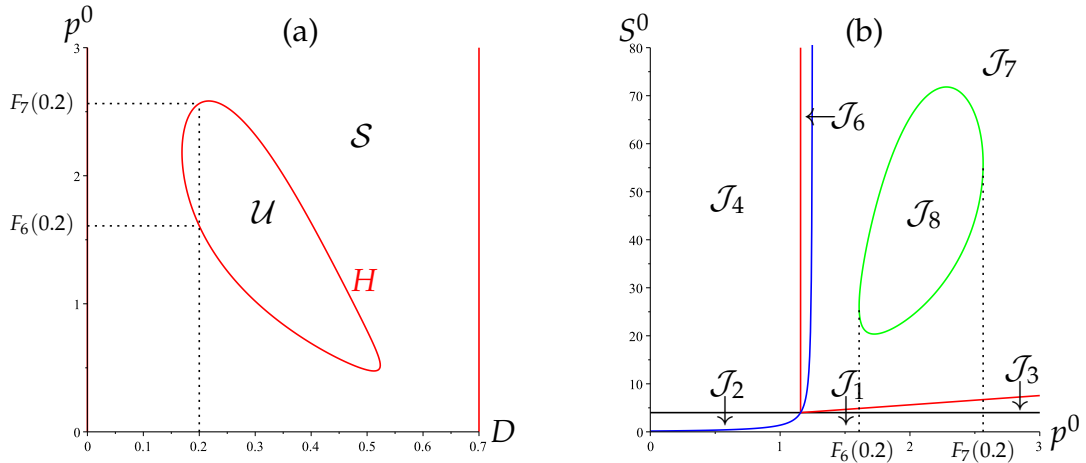


FIGURE 2.13 – Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 5. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2$.

Maintenant, nous déterminons le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.2 \in I_3$. Remarquons que

$$F_6(0.2) \approx 1.608, \quad F_7(0.2) \approx 2.564.$$

Le tracé de la courbe Γ_5 , défini par (2.68), avec $D = 0.2$, est représenté sur la Fig. 2.13(b). En utilisant le Théorème 2.6, on obtient le résultat suivant :

Affirmation 5 *Considérons les paramètres biologiques donnés par le Tableau 2.7, Cas 5. L'équilibre de coexistence E_c est instable seulement si $D \in I_3$ et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$ où \mathcal{U} est représentée dans la Fig. 2.13(a). Pour $D = 0.2$, E_c est instable si et seulement si $(S^0, p^0) \in \mathcal{J}_8$ où la région \mathcal{J}_8 est représentée dans la Fig. 2.13(b).*

2.6.3 Valeurs des paramètres avec I_3 de type "Droite" du Tableau 2.4

Tous les graphiques numériques précédents du diagramme opératoire correspondent au cas où I_3 est de type "Gauche" ou "Centre" du Tableau 2.4. Le but de cette section est de fournir un ensemble de paramètres biologiques pour lesquels I_3 de type "Droite" du Tableau 2.4.

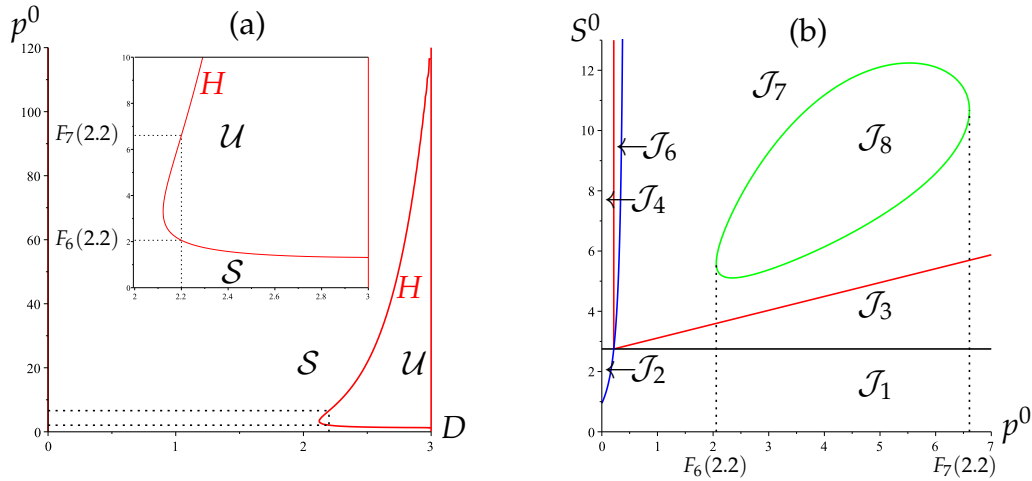


FIGURE 2.14 – Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 6. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 2.2$.

On considère maintenant les valeurs des paramètres données dans le Tableau 2.7, Cas 6. Les graphes des fonctions $b_1(D)$, $\Delta_1(D)$, $\Delta_2(D)$, $a_1(z(D))$ et $\Delta(z(D))$, voir Fig. 2.8, montrent que

$$I_3 = (D_3, m_2), \quad \text{avec} \quad D_3 \approx 2.1219.$$

Le tracé de la courbe H définie par (2.73) est illustré dans la Fig. 2.14(a). La courbe H sépare le plan (D, p^0) en deux régions \mathcal{U} et \mathcal{S} . Maintenant, nous déterminons le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 2.2 \in I_3$. Remarquons que

$$F_6(2.2) \approx 2.0568, \quad F_7(2.2) \approx 6.6073.$$

Le tracé de la courbe Γ_5 , défini par (2.68), avec $D = 2.2$, est représenté sur la Fig. 2.14(b). En utilisant le Théorème 2.6, on obtient le résultat suivant :

Affirmation 6 *Considérons les paramètres biologiques donnés par le Tableau 2.7, Cas 6. L'équilibre de coexistence E_c est instable seulement si $D \in I_3$ et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$ où \mathcal{U} est*

représentée dans la Fig. 2.14(a). Pour $D = 0.2$, E_c est instable si et seulement si $(S^0, p^0) \in \mathcal{J}_8$ où la région \mathcal{J}_8 est représentée dans la Fig. 2.14(b).

2.6.4 Exemple où la courbe Γ_5 coupe la courbe Γ_1

Le but ici est de fournir un ensemble de paramètres biologiques pour lesquels la courbe Γ_5 coupe la courbe Γ_1 , de sorte que les deux régions d'instabilité \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 existent. Nous n'avons pas pu trouver un tel ensemble de valeurs des paramètres pour les fonctions données en (2.2). L'impossibilité de trouver de telles valeurs pour (2.2) est en accord avec la conjecture de Hsu et Waltman, comme nous l'avons mentionné dans la Section 2.5.10. Nous allons considérer un autre exemple de fonctions de croissance pour lesquelles la courbe Γ_1 n'est pas convexe et son intersection avec Γ_5 peut se produire. Considérons les fonctions de croissance suivantes :

$$f(p) = \frac{1}{1 + \mu p}, \quad f_1(S) = \frac{m_1 S^2}{K_1^2 + S^2}, \quad f_2(S) = \frac{m_2 S}{K_2 + S}, \quad g(p) = \frac{\delta p}{K + p}, \quad (2.74)$$

avec $\mu, m_i, K_i, i = 1, 2, \delta$ et K des paramètres constants positifs. Notons que la fonction f_1 dans (2.74) ne satisfait pas la condition du Lemme 2.5.3. Donc la courbe Γ_1 n'est pas nécessairement convexe et elle peut couper la courbe Γ_4 au moins en à un deuxième point, différent de $(p_c(D), \lambda_2(D))$.

Supposons que les valeurs des paramètres sont celles indiquées dans le Tableau 2.7, Cas 7. Les graphes des fonctions $b_1(D), \Delta_1(D), \Delta_2(D), a_1(z(D))$ et $\Delta(z(D))$, voir Fig. 2.15, montrent que

$$I_3 = (D_3, D_4), \quad \text{avec} \quad D_3 \approx 1.43610^{-4}, \quad D_4 \approx 4.90110^{-4}.$$

Le tracé de la courbe H définie par (2.73) est illustré dans la Fig. 2.15(a). La courbe H sépare le plan (D, p^0) en deux régions \mathcal{U} et \mathcal{S} . Maintenant, nous déterminons le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.0003 \in I_3$. Remarquons que

$$F_6(0.0003) \approx 27.05, \quad F_7(0.0003) \approx 594.7.$$

Le tracé de la courbe Γ_5 , défini par (2.68), avec $D = 0.0003$, est représenté sur la Fig. 2.15(b). Notons que dans cet exemple, la courbe Γ_5 coupe la courbe Γ_1 . On note par \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 les régions délimitées par ces courbes comme le montre la Fig. 2.15(b). En utilisant le théorème 2.6, on obtient le résultat suivant :

Affirmation 7 *Considérons les paramètres biologiques donnés par le Tableau 2.7, Cas 7. L'équilibre de coexistence E_c est instable seulement si $D \in I_3$ et $(D, p^0) \in \mathcal{U}$ où \mathcal{U} est représentée dans la Fig. 2.15(a). Pour $D = 0.0003$, E_c est instable si et seulement si $(S^0, p^0) \in \mathcal{J}_8 \cup \mathcal{J}_9$ où les régions \mathcal{J}_8 et \mathcal{J}_9 sont représentées dans la Fig. 2.15(b).*

- La région \mathcal{J}_9 est non vide. Par conséquent, l'équilibre strictement positif E_c est instable en même temps que l'équilibre E_1 existe et instable. C'est donc un contre-exemple de la conjecture de Hsu et Waltman pour les fonctions de croissance données par (2.74).

- La courbe Γ_1 n'est pas convexe. Même si sa tangente au point (p_c, λ_2) est au-dessus de la droite Γ_4 , cette courbe coupe Γ_4 en deux points différents de (p_c, λ_2) , de sorte que la région \mathcal{J}_5 n'est pas vide, et la région \mathcal{J}_7 n'est pas connexe, comme représenté sur la Fig. 2.16(a).
- Les neuf régions $\mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_9$ ne sont pas vidées, comme le montre les Figs. 2.16(a) et (b).

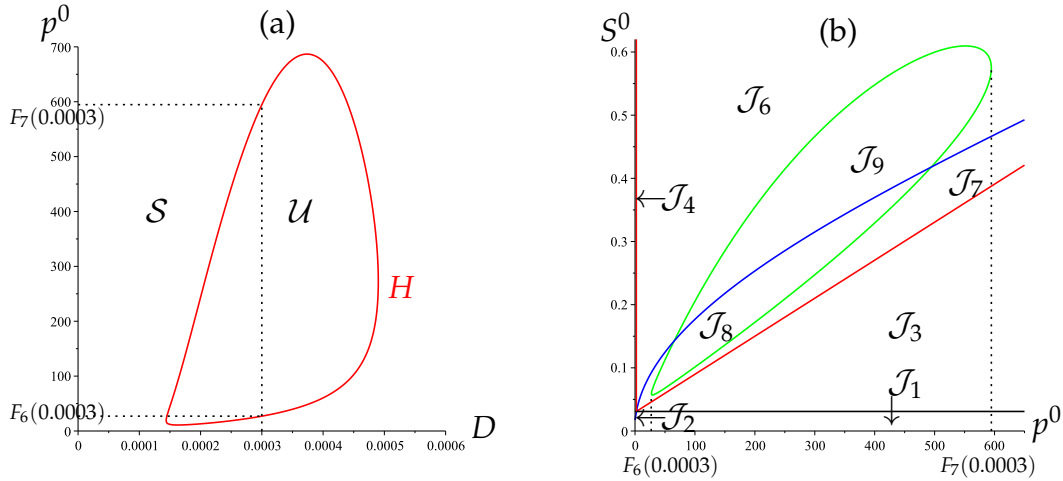


FIGURE 2.15 – Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 7. (a) : Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). (b) : Le diagramme opératoire (p^0, S^0) pour $D = 0.0003$.

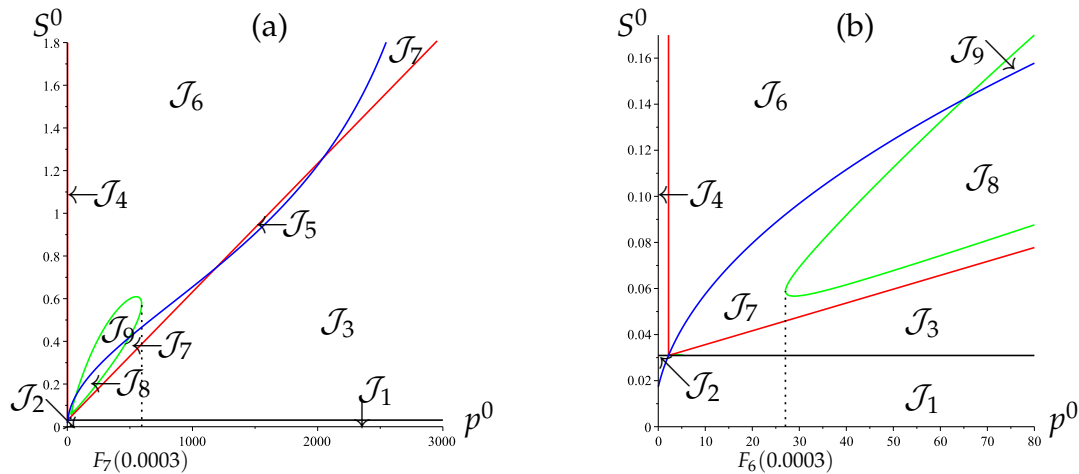


FIGURE 2.16 – Informations supplémentaires sur le diagramme opératoire illustré dans la Fig. 2.15. (a) : Le diagramme opératoire complet. (b) : Un zoom près de l'origine. Les neuf régions $\mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_9$ ne sont pas vidées. La région \mathcal{J}_7 n'est pas connexe. Les fonctions de croissance sont données par (2.74) et les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 2.7, Cas 7.

Cet exemple montre que pour (2.74), selon les paramètres opératoires, le modèle peut présenter neuf comportements asymptotiques différents. En revanche, pour (2.2), le modèle ne peut présenter que huit (et probablement seulement sept, si la Conjecture de Hsu et Waltman est vraie) comportements asymptotiques différents. En effet, dans ce cas la région \mathcal{J}_5 peut exister si et seulement si la tangente

à Γ_1 au point (p_c, λ_2) est sous la droite Γ_4 , et selon la Proposition 2.5.3, E_c est nécessairement stable. Par conséquent, seules les sept régions $\mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3, \mathcal{J}_4, \mathcal{J}_5, \mathcal{J}_6$ et \mathcal{J}_7 peuvent exister. D'autre part, la région \mathcal{J}_5 n'existe pas si et seulement si la tangente à Γ_1 au point (p_c, λ_2) est au-dessus de la droite Γ_4 , et E_c peut être instable. Par conséquent, seules les huit régions $\mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3, \mathcal{J}_4, \mathcal{J}_6, \mathcal{J}_7, \mathcal{J}_8$ et \mathcal{J}_9 peuvent exister. En fait, si la conjecture de Hsu et Waltman est vraie, la région \mathcal{J}_9 n'existe jamais pour (2.2), de sorte que le nombre de régions se réduit à sept.

2.6.5 Un exemple sur le plan opératoire (D, S^0)

Dans cette section, nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan (D, S^0) pour des valeurs différentes de la concentration p^0 de l'inhibiteur à l'entrée. Les valeurs des paramètres utilisées par [21] sont données dans le Tableau 2.7, Cas 1. Le tracé de la courbe H définie par (2.73) est représenté dans la Fig. 2.17. La courbe H sépare le plan (D, p^0) en deux régions : la région bornée \mathcal{U} dans laquelle $a_1(D, p^0) < 0$ et $\Delta(D, p^0) > 0$, c'est-à-dire que l'équilibre strictement positif E_c peut être instable, et la région \mathcal{S} où cette condition n'est pas satisfaite, c'est-à-dire que l'équilibre E_c est toujours stable dans sa région d'existence.

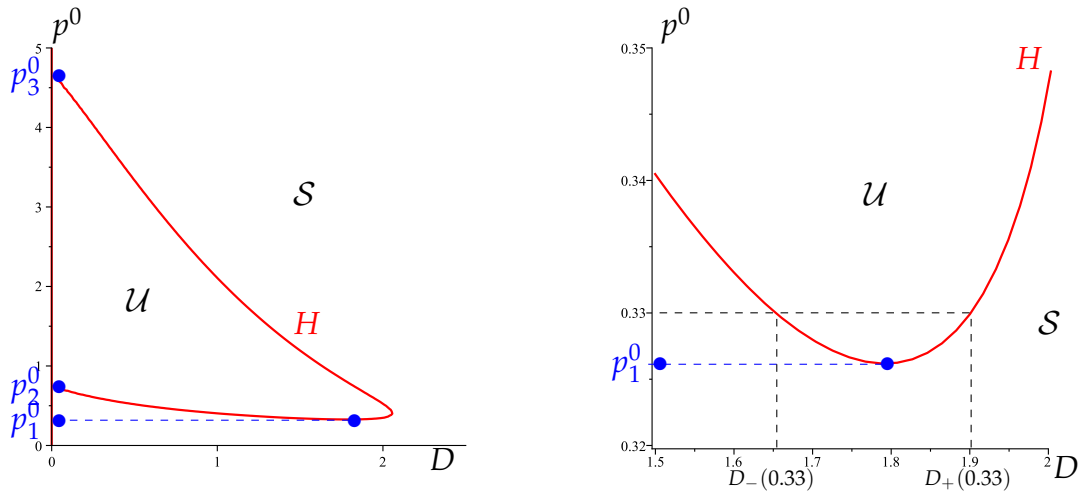


FIGURE 2.17 – Les sous-ensembles \mathcal{U} et \mathcal{S} définis dans la Fig. 2.5(a). A droite, un zoom montrant les abscisses du point dont l'ordonnée est $p^0 = 0.33$. Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 3.5, Cas 1.

On voit dans la Fig.2.17 qu'il existe trois valeurs intéressantes de p^0 :

$$p_1^0 = 0.326, \quad p_2^0 = 0.745, \quad p_3^0 = 4.712.$$

Nous distinguons trois cas principaux en fonction de la position de p^0 relativement à ces valeurs critiques.

- 1) Si $p^0 < p_1^0$ ou $p^0 < p_3^0$: alors $\mathcal{J}_8 = \emptyset$.
- 2) Si $p_1^0 < p^0 < p_2^0$: alors $F_3(D, p^0, S^0)$ est défini pour $D_-(p^0) < D < D_+(p^0)$.
- 3) Si $p_2^0 < p^0 < p_3^0$: alors $F_3(D, p^0, S^0)$ est défini pour $0 < D < D_+(p^0)$.

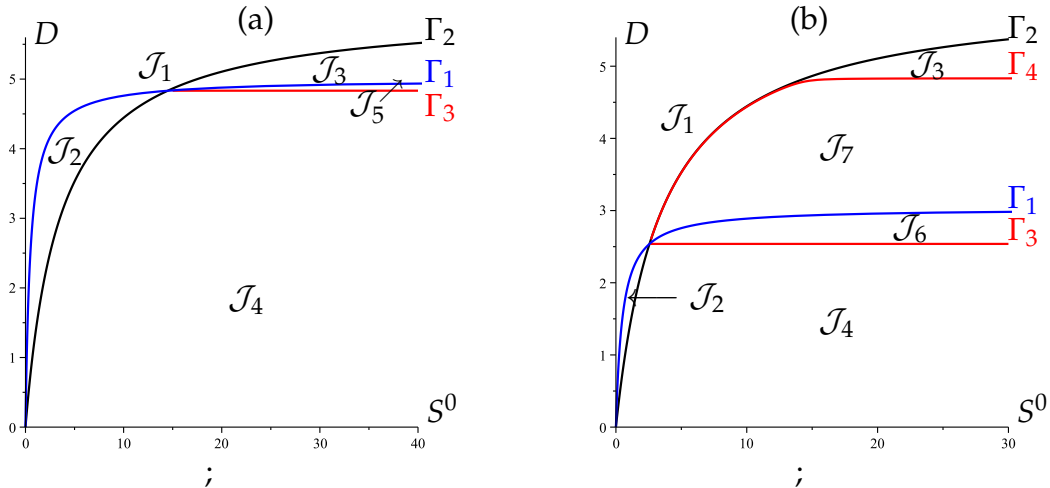


FIGURE 2.18 – Le diagramme opératoire (D, S^0) pour (a) : $p^0 = 0$. (b) : $p^0 = 0.1$

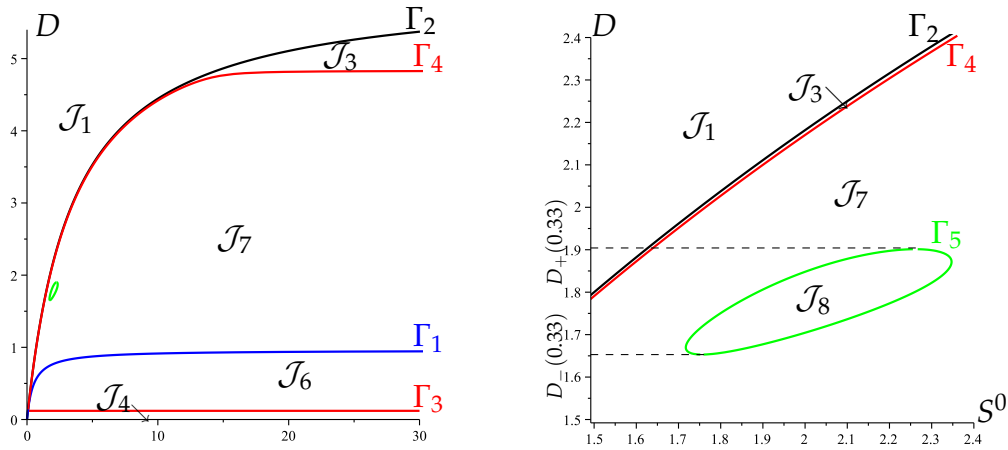


FIGURE 2.19 – Le diagramme opératoire (D, S^0) pour $p^0 = 0.33$. (la figure à droite est un zoom montrant la région \mathcal{J}_8 .)

L'objectif est d'illustrer les différentes situations possibles lorsque p^0 varie. Nous considérons les cas $p^0 = 0$, $p^0 = 0.1$, $p^0 = 0.33$, $p^0 = 1$ et $p^0 = 4.72$.

Lorsque $p^0 = 0$, les régions \mathcal{J}_6 et \mathcal{J}_7 d'existence de l'équilibre strictement positif E_c n'existe pas. Le diagramme opératoire est représenté sur la Fig. 2.18(a).

Lorsque $p^0 = 0.1 < p_1^0$, l'équilibre strictement positif E_c est toujours stable dans sa région d'existence $\mathcal{J}_6 \cup \mathcal{J}_7$. Le diagramme opératoire est représenté sur la Fig. 2.18(b).

Lorsque $p^0 = 0.33$, nous avons $p_1^0 < p^0 = 0.33 < p_2^0$. La région \mathcal{J}_8 existe et l'équilibre strictement positif E_c est instable dans cette région. Le diagramme opératoire est représenté sur la Fig. 2.19.

Si $p^0 = 1$, nous avons $p_2^0 < p^0 = 1 < p_3^0$. Dans ce cas, la courbe Γ_3 d'équation (2.66) n'existe pas, ainsi les régions \mathcal{J}_2 et \mathcal{J}_4 ont disparu, de sorte que l'équilibre E_1 , s'il existe, est toujours instable. Nous notons également que la région \mathcal{J}_6 apparaît dans une petite zone située entre l'axe vertical et la courbe Γ_3 . Les autres régions sont définies comme dans les cas précédents. Le diagramme opératoire est

représenté sur la Fig. 2.20(a). Nous notons que le point $(D = 1, S^0 = 1)$ appartient à \mathcal{J}_8 (ce qui est en accord avec le résultat de [21]).

Si $p^0 = 4.72$ alors $p^0 > p_3^0$. La région \mathcal{J}_8 d'instabilité de E_c a disparu. Nous notons également que la région \mathcal{J}_6 apparaît dans une petite zone située entre l'axe vertical et la courbe Γ_3 . Le diagramme opératoire est représenté sur la Fig. 2.20(b).

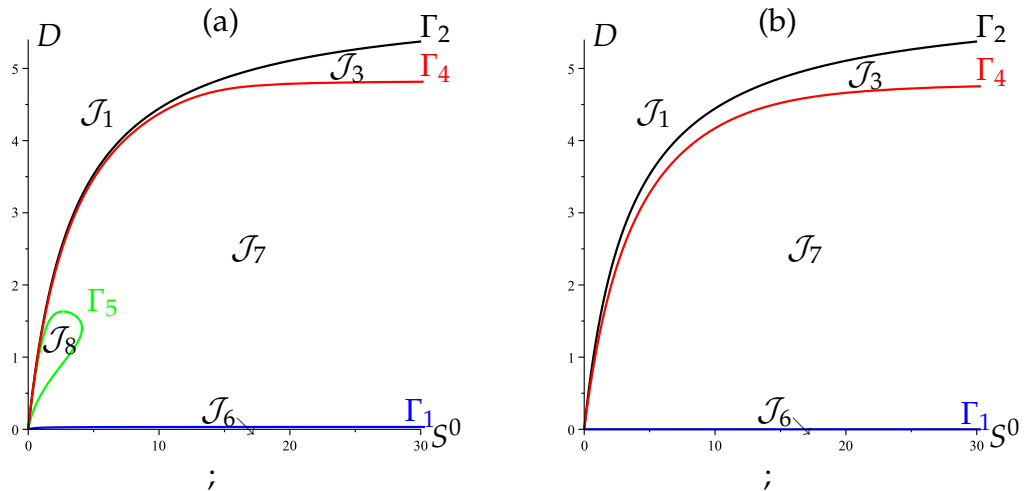


FIGURE 2.20 – Le diagramme opératoire (D, S^0) pour (a) : $p^0 = 1$. (b) : $p^0 = 4.72$

LA COMPÉTITION DANS LE CHÉMOSTAT AVEC INHIBITEUR INTERNE

3

3.1 Introduction

Dans ce chapitre, on s'intéresse à l'analyse mathématique d'un modèle pour la compétition, dans un chémostat, entre deux populations de micro-organismes, pour un seul substrat en présence d'un inhibiteur interne, où les deux concurrents produisent une toxine qui inhibe leurs taux de croissance. Ce modèle généralise celui proposé par Freitas et Fredrickson [7] où les taux de croissance spécifiques sont de Monod. Nous en étudions le comportement asymptotique local et global des équilibres, et les bifurcations selon le taux de dilution et la concentration à l'entrée du chémostat. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - \mu_1(S, p)\frac{x}{\gamma_1} - \mu_2(S, p)\frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= [\mu_1(S, p) - D]x \\ y' &= [\mu_2(S, p) - D]y \\ p' &= \alpha_1\mu_1(S, p)x + \alpha_2\mu_2(S, p)y - Dp \end{cases} \quad (3.1)$$

avec $S(0) \geq 0$, $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ et $p(0) \geq 0$. Ici $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t (nutriment), $x(t)$ et $y(t)$ sont les concentrations des compétiteurs et $p(t)$ est la concentration de l'inhibiteur. S^0 est la concentration du substrat à l'entrée du chémostat, D est le taux de dilution dans le chémostat. Les constantes $\alpha_i\gamma_i$, $i = 1, 2$ sont les coefficients de rendement. Les fonctions μ_i , $i = 1, 2$, représentent les taux de croissance des compétiteurs.

Ce modèle a été étudié par Freitas et Fredrickson [7] dans le cas où les fonctions de croissance μ_i , $i = 1, 2$, sont de la forme

$$\mu_i(S, p) = \frac{m_i S}{(a_i + S) \left(1 + \frac{p}{K}\right)}, \quad i = 1, 2 \quad (3.2)$$

où m_i , a_i , $i = 1, 2$ et K sont des paramètres constants positifs.

Dans ce travail, nous considérons des fonctions de croissance plus générales. Nous supposons ainsi que les fonctions μ_i , $i = 1, 2$ dans le système (3.1) sont de classe \mathcal{C}^1 satisfaisant les conditions suivantes :

(H1) : $\mu_i(0, p) = 0$ et $\mu_i(S, p) > 0$ pour tout $S > 0$ et tout $p \geq 0$.

(H2) : $\frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S, p) > 0$ et $\frac{\partial \mu_i}{\partial p}(S, p) < 0$ pour tout $S \geq 0$ et tout $p > 0$.

(H3) : Il existe $\lambda_i > 0$ tel que $\mu_i(\lambda_i, 0) = D$.

(H4) : La fonction μ_i est bornée.

(H1) signifie qu'en l'absence de substrat, il n'y a pas croissance. **(H2)** montre que le taux de croissance de chaque espèce augmente avec la concentration du substrat et diminue par l'inhibiteur. **(H3)** explique qu'en l'absence de l'inhibiteur, les deux espèces ne sont pas lessivées.

Proposition 3.1.1 *Pour des valeurs initiales positives, les solutions de (3.1) restent positives et bornées pour tout $t \geq 0$. De plus, l'ensemble compact*

$$\Omega = \left\{ (S, x, y, p) \in \mathbb{R}_+^4 : p = \alpha_1 x + \alpha_2 y, \quad S + \frac{x}{\gamma_1} + \frac{y}{\gamma_2} = S^0 \right\}$$

est positivement invariant et est un attracteur global de toutes les solutions du système (3.1).

Démonstration. L'invariance de \mathbb{R}_+^4 est garantie par le fait que :

$$\begin{aligned} S = 0 &\implies S' = DS^0 > 0, \\ x = 0 &\implies x' = 0, \\ y = 0 &\implies y' = 0, \\ p = 0 &\implies p' = \alpha_1 \mu_1(S, 0)x + \alpha_2 \mu_2(S, 0)y > 0. \end{aligned}$$

Ensuite, nous devons montrer que toutes les solutions sont bornées. Soit $\Sigma = S + x/\gamma_1 + y/\gamma_2$. Alors $\Sigma' = -D(\Sigma - S^0)$. Nous en déduisons alors

$$S(t) + \frac{x(t)}{\gamma_1} + \frac{y(t)}{\gamma_2} = S^0 + (S(0) + \frac{x(0)}{\gamma_1} + \frac{y(0)}{\gamma_2} - S^0)e^{-Dt} \quad (3.3)$$

qui donne,

$$S(t) + \frac{x(t)}{\gamma_1} + \frac{y(t)}{\gamma_2} \leq \max \left(S^0, S(0) + \frac{x(0)}{\gamma_1} + \frac{y(0)}{\gamma_1} \right) \quad \text{pour tout } t \geq 0.$$

Ainsi $S(t)$, $x(t)$ et $y(t)$ sont positivement bornés. Soit $\Gamma = p - \alpha_1 x - \alpha_2 y$. Alors $\Gamma' = -D\Gamma$. Nous en déduisons alors

$$p(t) - \alpha_1 x(t) - \alpha_2 y(t) = (p(0) - \alpha_1 x(0) - \alpha_2 y(0))e^{-Dt} \quad (3.4)$$

qui donne

$$p(t) - \alpha_1 x(t) - \alpha_2 y(t) \leq p(0) - \alpha_1 x(0) - \alpha_2 y(0) \quad \text{pour tout } t \geq 0.$$

Ainsi $p(t)$ est positivement borné. Par conséquent, les solutions sont définies pour tout t positif. De (3.3) et (3.4), on peut déduire que l'ensemble Ω est positivement invariant et est un attracteur global pour (3.1). \square

On conviendra dans la suite des conditions et notations suivantes :

$$f_i(S) := \mu_i(S, 0) \quad \text{et} \quad g_i(p) := \mu_i(+\infty, p) \quad i = 1, 2.$$

Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, sont strictement croissantes et strictement positives pour tout $S > 0$. Si les équations $f_1(S) = D$ et $f_2(S) = D$ admettent des solutions, elles sont uniques et nous définissons alors les seuils de croissance comme suit :

$$\lambda_1 = f_1^{-1}(D) \quad \text{et} \quad \lambda_2 = f_2^{-1}(D). \quad (3.5)$$

Sinon, on pose : $\lambda_1 = +\infty$, $\lambda_2 = +\infty$. Les fonctions g_i , $i = 1, 2$, sont strictement décroissantes et strictement positives pour tout $p \geq 0$, et nous avons

$$g_i(0) = \mu_i(+\infty, 0) = f_i(+\infty) \quad i = 1, 2.$$

Si les équations $g_1(p) = D$ et $g_2(p) = D$ admettent des solutions, elles sont uniques et nous définissons alors :

$$p_1^* = g_1^{-1}(D), \quad \text{et} \quad p_2^* = g_2^{-1}(D). \quad (3.6)$$

Sinon, on pose : $p_1^* = +\infty$, $p_2^* = +\infty$.

3.1.1 Existence des équilibres

En utilisant le théorème des fonctions implicites, nous démontrons le lemme suivant :

Lemme 3.1.1 *Pour chaque $i = 1, 2$, l'équation $\mu_i(S, p) - D = 0$, définit implicitement une fonction croissante*

$$\begin{array}{ccc} F_i : [\lambda_i, +\infty) & \longrightarrow & [0, g_i^{-1}(D)] \\ S & \longrightarrow & F_i(S) = p \end{array} \quad (3.7)$$

telle que $F_i(\lambda_i) = 0$ et $\lim_{S \rightarrow +\infty} F_i(S) = g_i^{-1}(D)$.

Démonstration. Comme la fonction μ_1 est de classe \mathcal{C}^1 sur \mathbb{R}_+^2 , alors d'après le théorème des fonctions implicites, l'équation $\mu_1(S, p) - D = 0$, définit implicitement une fonction $p = F_1(S)$ de classe \mathcal{C}^1 sur $[\lambda_1, +\infty[$ avec

$$F_1'(S) = \frac{-\frac{\partial \mu_1}{\partial S}(S, F_1(S))}{\frac{\partial \mu_1}{\partial p}(S, F_1(S))}. \quad (3.8)$$

D'après l'hypothèse **H2**, nous avons $\frac{\partial \mu_1}{\partial S}(S, p) > 0$ et $\frac{\partial \mu_1}{\partial p}(S, p) < 0$, donc $F_1'(S) > 0$, ce que implique que la fonction F_1 est strictement croissante. De plus, si $S = \lambda_1$, alors on a

$$\begin{aligned} F_1(\lambda_1) = p & \iff \mu_1(\lambda_1, p) - D = 0 & \iff \mu_1(\lambda_1, p) = f_1(\lambda_1) \\ & \iff \mu_1(\lambda_1, p) = \mu_1(\lambda_1, 0) & \iff p = 0. \end{aligned}$$

Si $S = +\infty$, alors on a

$$F_1(+\infty) = p \iff \mu_1(+\infty, p) - D = 0 \iff g_1(p) = D \iff p = g_1^{-1}(D).$$

De la même manière, nous traitons l'équation $\mu_2(S, p) - D = 0$. □

Nous étudions dans la suite l'existence des points d'équilibre du système (3.1). En calculant les isoclines nulles, on obtient

$$\begin{cases} (S^0 - S)D = \mu_1(S, p)\frac{x}{\gamma_1} + \mu_2(S, p)\frac{y}{\gamma_2} \\ x = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_1(S, p) - D = 0 \\ y = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_2(S, p) - D = 0 \\ \alpha_1\mu_1(S, p)x + \alpha_2\mu_2(S, p)y = Dp. \end{cases} \quad (3.9)$$

• Si $x = y = 0$, alors de la première équation de (3.9), nous déduisons que $S = S^0$, et de la quatrième équation on a $p = 0$. C'est l'équilibre de lessivage

$$E_0(S^0, 0, 0, 0).$$

Cet équilibre existe toujours.

• Si $y = 0$ et $x > 0$, alors de la deuxième équation de (3.9), nous avons $\mu_1(S, p) = D$, et de la première équation, on obtient

$$x = \gamma_1(S^0 - S), \quad (3.10)$$

tandis que la quatrième équation nous donne $p = \alpha_1 x$. Par conséquent,

$$p = L_1(S) := \alpha_1 \gamma_1 (S^0 - S). \quad (3.11)$$

La fonction L_1 est strictement décroissante, avec $L_1(0) = \alpha_1 \gamma_1 S^0$ et $L_1(S^0) = 0$. Maintenant, en utilisant le Lemme 3.1.1, pour tout $S \geq 0$ et tout $p > 0$, l'équation $\mu_1(S, p) - D = 0$ définit une fonction

$$p = F_1(S). \quad (3.12)$$

La fonction F_1 est strictement croissante, avec $F_1(\lambda_1) = 0$ et $\lim_{S \rightarrow \infty} F_1(S) = g_1^{-1}(D)$. Les points d'équilibre sont les points d'intersection des graphes des fonctions

$$p = L_1(S) \quad \text{et} \quad p = F_1(S).$$

Puisque la fonction L_1 est strictement décroissante et la fonction F_1 est strictement croissante, alors il existe une unique solution S_1 si $\lambda_1 < S^0$ et aucune solution si $\lambda_1 > S^0$ (voir Fig.3.1). En remplaçant S par S_1 dans les équations (3.10) et (3.11) on obtient $x_1 = \gamma_1(S^0 - S_1)$ et $p_1 = \alpha_1 \gamma_1(S^0 - S_1)$. C'est l'équilibre d'extinction de y ,

$$E_1(S_1, x_1, 0, p_1).$$

• Si $y > 0$ et $x = 0$, alors de la troisième équation de (3.9), nous avons $\mu_2(S, p) = D$, et de la première équation, nous obtenons

$$y = \gamma_2(S^0 - S), \quad (3.13)$$

tandis que la quatrième équation nous donne $p = \alpha_2 y$. Par conséquent,

$$p = L_2(S) := \alpha_2 \gamma_2 (S^0 - S). \quad (3.14)$$

La fonction $L_2(S)$ est strictement décroissante, avec $L_2(0) = \alpha_2 \gamma_2 S^0$ et $L_2(S^0) = 0$. Maintenant, en utilisant le lemme 3.1.1, pour tout $S \geq 0$ et tout $p > 0$, l'équation $\mu_2(S, p) - D = 0$ définit une fonction

$$p = F_2(S) \quad (3.15)$$

La fonction F_2 est strictement croissante, avec $F_2(\lambda_2) = 0$ et $\lim_{S \rightarrow \infty} F_2(S) = g_2^{-1}(D)$. Les points d'équilibre sont les points d'intersection des graphes des fonctions

$$p = L_2(S) \quad \text{et} \quad p = F_2(S).$$

Puisque la fonction L_2 est strictement décroissante et la fonction F_2 est strictement croissante, alors il existe une unique solution S_2 si $\lambda_2 < S^0$ et aucune solution si $\lambda_2 > S^0$ (voir Fig.3.1). En remplaçant S par S_2 dans les équations (3.13) et (3.14) on obtient $x_2 = \gamma_2(S^0 - S_2)$ et $p_2 = \alpha_2 \gamma_2(S^0 - S_2)$. C'est l'équilibre d'extinction de x ,

$$E_2(S_2, 0, y_2, p_2).$$

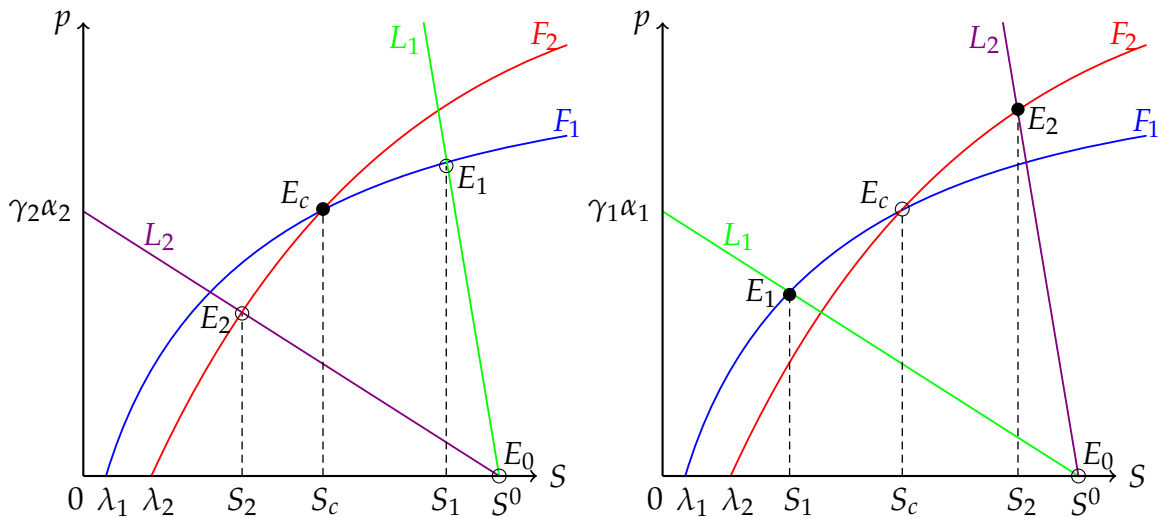


FIGURE 3.1 – Projection des points d'équilibre E_0, E_1, E_2 et E_c dans le plan (S, p) et conditions d'existence et de stabilité de ces points. Les points d'équilibres stables sont désignés par des cercles pleins et les points d'équilibres instables sont désignés par des cercles vides.

Nous pouvons, alors, énoncer un résultat sur l'existence des équilibres :

Proposition 3.1.2 *Le système (3.1) admet trois points d'équilibre sur la frontière :*

- L'équilibre de lessivage, $E_0(S^0, 0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- L'équilibre d'extinction de y , $E_1(S_1, x_1, 0, p_1)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$, avec S_1 la solution de l'équation

$$F_1(S) = L_1(S), \quad x_1 = \gamma_1(S^0 - S_1), \quad \text{et} \quad p_1 = \alpha_1 \gamma_1(S^0 - S_1).$$

- L'équilibre d'extinction de x , $E_2(S_2, 0, y_2, p_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$, avec S_2 la solution de l'équation

$$F_2(S) = L_2(S), \quad y_2 = \gamma_2(S^0 - S_2), \quad \text{et} \quad p_2 = \alpha_2 \gamma_2(S^0 - S_2).$$

3.1.2 Existence de l'équilibre strictement positif

Un équilibre strictement positif E_c est déterminé par les solutions des équations

$$\begin{cases} (S^0 - S)D = \mu_1(S, p)\frac{x}{\gamma_1} + \mu_2(S, p)\frac{y}{\gamma_2} \\ \mu_1(S, p) - D = 0 \\ \mu_2(S, p) - D = 0 \\ \alpha_1\mu_1(S, p)x + \alpha_2\mu_2(S, p)y = Dp. \end{cases} \quad (3.16)$$

Notons par $h_i, i = 1, 2$, les deux fonctions à deux variables suivantes :

$$h_1(S, p) := \mu_1(S, p) - D \quad \text{et} \quad h_2(S, p) := \mu_2(S, p) - D.$$

Un équilibre strictement positif E_c est donné par l'intersection entre les graphes des fonctions $h_i, i = 1, 2$. Nous montrons alors le résultat suivant :

Proposition 3.1.3 *Si $[F_1(S_1) - F_2(S_1)][F_1(S_2) - F_2(S_2)] < 0$, alors il existe au moins un équilibre strictement positif $E_c(S_c, x_c, y_c, p_c)$ où S_c est la solution de l'équation*

$$F_1(S) = F_2(S), \quad p_c = F_1(S_c), \quad x_c = \frac{\gamma_1[p_c - L_2(S_c)]}{\gamma_1\alpha_1 - \gamma_2\alpha_2} \quad \text{et} \quad y_c = \frac{\gamma_2[L_1(S_c) - p_c]}{\gamma_1\alpha_1 - \gamma_2\alpha_2}.$$

Démonstration. Sans perte de généralité, on suppose dans le premier cas $S_1 < S_2$. Un équilibre strictement positif est donné par la solution des équations

$$h_1(S, p) = 0 \quad \text{et} \quad h_2(S, p) = 0.$$

D'après le Lemme 3.1.1, ces deux équations définissent deux fonctions $p = F_1(S)$ et $p = F_2(S)$ sur $[S_1, S_2]$.

$$\begin{array}{ccc} F_1 : [S_1, S_2] & \longrightarrow & [p_1, \bar{p}_1] \\ S & \longrightarrow & F_1(S) = p \end{array} \quad (3.17)$$

telle que $F_1(S_1) = p_1$ et $F_1(S_2) = \bar{p}_1$.

$$\begin{array}{ccc} F_2 : [S_1, S_2] & \longrightarrow & [\bar{p}_2, p_2] \\ S & \longrightarrow & F_2(S) = p \end{array} \quad (3.18)$$

telle que $F_2(S_2) = p_2$ et $F_2(S_1) = \bar{p}_2$.

Ainsi, l'équilibre strictement positif est donné par l'intersection de deux isoclines correspondant à ces deux fonctions (voir Fig.3.1). Nous considérons la fonction

$$F(S) = F_1(S) - F_2(S).$$

Alors, nous avons :

$$F(S_1) = F_1(S_1) - F_2(S_1) \quad \text{et} \quad F(S_2) = F_1(S_2) - F_2(S_2).$$

Par suite, d'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe au moins une solution $S_c \in]S_1, S_2[$ telle que $F_1(S_c) = F_2(S_c) = p_c$ si et seulement si

$$[F_1(S_1) - F_2(S_1)][F_1(S_2) - F_2(S_2)] < 0. \quad (3.19)$$

Par suite, x_c et y_c sont les solutions du système :

$$\begin{cases} \frac{x}{\gamma_1} + \frac{y}{\gamma_2} = S^0 - S_c \\ \alpha_1 x + \alpha_2 y = p_c \end{cases}$$

Ce système admet une solution unique (x_c, y_c) si et seulement si $\gamma_1 \alpha_1 \neq \gamma_2 \alpha_2$, telle que

$$x_c = \frac{\gamma_1 [p_c - \gamma_2 \alpha_2 (S^0 - S_c)]}{\gamma_1 \alpha_1 - \gamma_2 \alpha_2} = \frac{\gamma_1 [p_c - L_2(S_c)]}{\gamma_1 \alpha_1 - \gamma_2 \alpha_2}, \quad (3.20)$$

$$y_c = \frac{\gamma_2 [\gamma_1 \alpha_1 (S^0 - S_c) - p_c]}{\gamma_1 \alpha_1 - \gamma_2 \alpha_2} = \frac{\gamma_2 [L_1(S_c) - p_c]}{\gamma_1 \alpha_1 - \gamma_2 \alpha_2}. \quad (3.21)$$

Maintenant, en utilisant le fait que les fonction L_i , $i = 1, 2$, définies par (3.11), (3.14), sont strictement décroissantes, et les fonctoions F_i , $i = 1, 2$, définies par (3.12), (3.15), sont strictement croissantes, et comme $S_c \in]S_1, S_2[$ on obtient :

$$S_1 < S_c < S_2 \iff \begin{cases} L_1(S_c) < L_1(S_1) & \text{et} & F_1(S_1) < F_1(S_c) \\ L_2(S_c) > L_2(S_2) & \text{et} & F_2(S_2) > F_2(S_c) \end{cases} \iff \begin{cases} L_1(S_c) < p_c \\ L_2(S_c) > p_c. \end{cases}$$

Et comme $S_1 < S_c < S_2$, on peut facilement vérifier que $\gamma_1 \alpha_1 < \gamma_2 \alpha_2$. En effet, on a

$$\begin{aligned} S_1 < S_c < S_2 &\implies L_1(S_1) = F_1(S_1) < F_1(S_c) = F_2(S_c) < F_2(S_2) = L_2(S_2) \\ &\implies \gamma_1 \alpha_1 (S^0 - S_1) < \gamma_2 \alpha_2 (S^0 - S_2) \implies \gamma_1 \alpha_1 < \gamma_2 \alpha_2. \end{aligned}$$

Ainsi, nous en déduisons que

$$x_c = \frac{\gamma_1 [p_c - L_2(S_c)]}{\gamma_1 \alpha_1 - \gamma_2 \alpha_2} > 0 \quad \text{et} \quad y_c = \frac{\gamma_2 [L_1(S_c) - p_c]}{\gamma_1 \alpha_1 - \gamma_2 \alpha_2} > 0.$$

La preuve est terminée. □

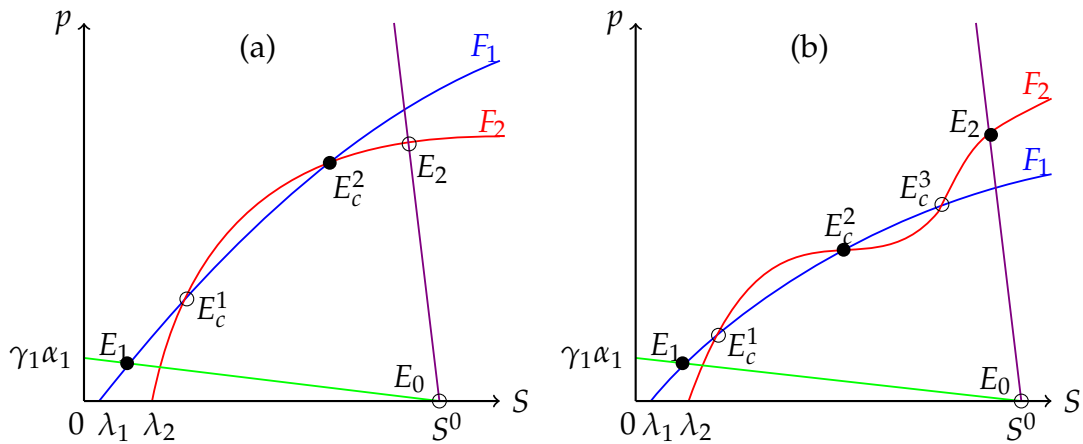


FIGURE 3.2 – L'existence de plusieurs équilibres strictement positifs lorsque la condition (3.19) (a) : est satisfaite ; (b) : n'est pas satisfaite.

Remarque 3.1.1 La condition $[F_1(S_1) - F_2(S_1)][F_1(S_2) - F_2(S_2)] < 0$ d'existence de l'équilibre strictement positif E_c n'est pas nécessaire, et s'il existe, l'équilibre strictement positif n'est pas toujours unique.

Le fait que cette condition suffisante d'existence de l'équilibre strictement positif E_c n'est pas nécessaire est illustré par la Fig. 3.2(a). Le fait que l'équilibre strictement positif ne soit pas unique, s'il existe, est illustré à la Fig. 3.2(b).

En utilisant des arguments similaires à ceux de la Proposition 3.1.3, nous démontrons le résultat suivant :

Proposition 3.1.4 Un équilibre strictement positif $E_c(S_c, x_c, y_c, p_c)$ de (3.1) existe si et seulement si les graphes des fonctions F_1 et F_2 se coupent au moins en un point strictement positif entre les droites L_1 et L_2 , c'est-à-dire,

$$p_c = F_1(S_c) = F_2(S_c) \quad \text{avec} \quad S_1 < S_c < S_2. \quad (3.22)$$

x_c, y_c sont donnés par (3.20), (3.21), respectivement.

3.1.3 Stabilité locale des points d'équilibre

Dans la suite, on se propose d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système (3.1). Nous supposons alors que tous les points d'équilibre sont hyperboliques, c'est-à-dire, leur stabilité est déterminée par leur linéarisation.

Pour l'étude de la stabilité des équilibres, il est commode d'utiliser le changement de variable

$$\Sigma = S^0 - S - x/\gamma_1 - y/\gamma_2$$

dans le système (3.1); et comme $\Sigma = -D\Sigma$, alors le système (3.1) est équivalent à un système en cascade

$$\left\{ \begin{array}{l} \Sigma' = -D\Sigma \\ x' = \left[\mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) - D \right] y \\ p' = \alpha_1 \mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) x \\ \quad + \alpha_2 \mu_2 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) y - Dp. \end{array} \right. \quad (3.23)$$

Maintenant, on fait le changement de variable $\Gamma = p - \alpha_1 x - \alpha_2 y$ dans (3.23). Alors, puisque $\Gamma' = -D\Gamma$ le système (3.23) peut être remplacé par

$$\left\{ \begin{array}{l} \Gamma' = -D\Gamma \\ \Sigma' = -D\Sigma \\ x' = \left[\mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \Gamma + \alpha_1 x + \alpha_2 y \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \Gamma + \alpha_1 x + \alpha_2 y \right) - D \right] y. \end{array} \right. \quad (3.24)$$

La matrice jacobienne associée à la linéarisation de (3.24) évaluée au point d'équilibre $E^* = (0, 0, x^*, y^*)$, prend la forme triangulaire :

$$J = \begin{bmatrix} -D & 0 & 0 \\ 0 & -D & 0 \\ A & B & M \end{bmatrix}$$

où M est la matrice carrée suivante

$$M = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix}, \quad (3.25)$$

avec

$$m_{11} = \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p} \right) x^* + \mu_1(S^0 - x^*/\gamma_1 - y^*/\gamma_2, \alpha_1 x^* + \alpha_2 y^*) - D,$$

$$m_{12} = \left(\frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha_2 \frac{\partial \mu_1}{\partial p} \right) x^*, \quad m_{21} = \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha_1 \frac{\partial \mu_2}{\partial p} \right) y^*,$$

$$m_{22} = \left(\frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha_2 \frac{\partial \mu_2}{\partial p} \right) y^* + \mu_2(S^0 - x^*/\gamma_1 - y^*/\gamma_2, \alpha_1 x^* + \alpha_2 y^*) - D.$$

Par conséquent, les valeurs propres de J sont $-D$, $-D$, ainsi que les valeurs propres de la matrice M . Donc, le point d'équilibre E^* est localement exponentiellement stable (LES) si et seulement si les valeurs propres de M sont à partie réelle strictement négative.

La stabilité locale des équilibres du système (3.24) est donnée par le lemme suivant.

Lemme 3.1.2

- E_0 est LES si et seulement si $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$. Dans ce cas E_1 , E_2 et E_c n'existent pas.
- Si E_1 existe, alors il est LES si et seulement si $F_1(S_1) > F_2(S_1)$.
- Si E_2 existe, alors il est LES si et seulement si $F_2(S_2) > F_1(S_2)$.
- Supposons que l'équilibre positif E_c existe, alors il est LES si et seulement si

$$(\alpha_1 \gamma_1 - \alpha_2 \gamma_2)[F_2'(S_c) - F_1'(S_c)] > 0. \quad (3.26)$$

Démonstration.

- À l'équilibre E_0 , la matrice M définie par (3.25) est égale à

$$M_0 = \begin{bmatrix} \mu_1(S^0, 0) - D & 0 \\ 0 & \mu_2(S^0, 0) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_0 sont $\mu_1(S^0, 0) - D$ et $\mu_2(S^0, 0) - D$. Alors, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable si et seulement si $\mu_1(S^0, 0) < D$ et $\mu_2(S^0, 0) < D$; ce qui est équivalent à $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$.

- Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire $\lambda_1 < S^0$. À l'équilibre E_1 , la matrice M définie par (3.25) est égale à

$$M_1 = \begin{bmatrix} \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_1, 0) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_1, 0) \right) x_1 & \left(\frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_1, 0) + \alpha_2 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_1, 0) \right) x_1 \\ 0 & \mu_2(S^0 - x_1/\gamma_1, \alpha_1 x_1) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_1 sont les éléments diagonaux. Une valeur propre est négative. Alors, l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable si et seulement si $\mu_2(S^0 - x_1/\gamma_1, \alpha_1 x_1) - D = \mu_2(S_1, p_1) - D < 0$, ce qui est équivalent à $p_1 > F_2(S_1)$, c'est-à-dire, $F_1(S_1) > F_2(S_1)$.

• Supposons que l'équilibre E_2 existe, c'est-à-dire $\lambda_2 < S^0$. À l'équilibre E_2 , la matrice M définie par (3.25) est égale à

$$M_2 = \begin{bmatrix} \mu_1(S^0 - y_2/\gamma_2, \alpha_2 y_2) - D & 0 \\ \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(0, y_2) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(0, y_2) \right) y_2 & \left(\frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(0, y_2) + \alpha_2 \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(0, y_2) \right) y_2 \end{bmatrix}.$$

Donc à nouveau les valeurs propres de M_2 ne sont que les éléments diagonaux. Une valeur propre est négative. Alors, l'équilibre E_2 est localement exponentiellement stable si et seulement si $\mu_1(S^0 - y_2/\gamma_2, \alpha_2 y_2) - D = \mu_1(S_2, p_2) - D < 0$, ce qui est équivalent à $p_2 > F_1(S_2)$, c'est-à-dire, $F_2(S_2) > F_1(S_2)$.

• À l'équilibre positif E_c , la matrice M définie par (3.25) prend la forme :

$$M_c = \begin{bmatrix} \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_c, y_c) \right) x_c & \left(\frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_2 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_c, y_c) \right) x_c \\ \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(x_c, y_c) \right) y_c & \left(\frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_2 \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(x_c, y_c) \right) y_c \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\begin{aligned} \text{tr}(M_c) &= \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_c, y_c) \right) x_c \\ &\quad + \left(\frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_2 \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(x_c, y_c) \right) y_c < 0 \end{aligned}$$

et

$$\det(M_c) = \frac{\alpha_1 \gamma_1 - \alpha_2 \gamma_2}{\gamma_1 \gamma_2} \left[\frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(x_c, y_c) - \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_c, y_c) \right] x_c y_c.$$

En utilisant (3.8), nous obtenons

$$\det(M_c) > 0 \iff (\alpha_1 \gamma_1 - \alpha_2 \gamma_2) [F_2'(S_c) - F_1'(S_c)] > 0.$$

La preuve est terminée. \square

Par la Proposition 3.1.3 et le Lemme 3.1.2, on peut facilement obtenir le résultat suivant.

- Proposition 3.1.5** *Supposons qu'il existe un unique équilibre strictement positif E_c .*
- *Si E_c est instable, alors E_1 et E_2 sont LES. Il y a donc bistabilité avec deux bassins d'attraction (voir Fig.3.1 à droite).*
 - *Si E_c est LES, alors les équilibres E_1 et E_2 sont instables (voir Fig.3.1 à gauche)*

Le Tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité asymptotique locale des équilibres de (3.1),

Équilibres	Existence	L.E.S
E_0	Toujours	$\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$
E_1	$\lambda_1 < S^0$	$F_1(S_1) > F_2(S_1)$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$F_2(S_2) > F_1(S_2)$
E_c	(3.22) satisfaite	$(\alpha_1\gamma_1 - \alpha_2\gamma_2)[F_2'(S_c) - F_1'(S_c)] > 0$

TABLE 3.1 – Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.1).

Dans la suite, sans perte de généralité, on suppose que $S_1 < S_2$. Nous proposons d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système (3.1) selon le nombre n de solutions de l'équation $F_1(S) = F_2(S)$ pour $S_1 < S < S_2$. Notons par E_c^i les équilibres strictement positifs pour $i = 1, 2, \dots, n$.

- Proposition 3.1.6** *Supposons que $S_1 < S_2$. Alors on distingue les deux cas suivants :*
- 1) $F_1(S_1) > F_2(S_1)$. *Dans ce cas, E_1 est stable et E_0 est instable. De plus,*
 - *Si $n = 2p$, $p \in \mathbb{N}^*$, alors E_2 est instable et pour chaque $1 \leq i \leq p$ l'équilibre E_c^{2i-1} est instable et l'équilibre E_c^{2i} est stable.*
 - *Si $n = 2p + 1$, $p \in \mathbb{N}$, alors E_2 est stable, l'équilibre E_c^1 est instable et pour chaque $1 \leq i \leq p$ l'équilibre E_c^{2i+1} est instable et l'équilibre E_c^{2i} est stable.*
 - 2) $F_1(S_1) < F_2(S_1)$. *Dans ce cas, E_1 est instable et E_0 est instable. De plus,*
 - *Si $n = 2p$, $p \in \mathbb{N}^*$, alors E_2 est stable et pour chaque $1 \leq i \leq p$ l'équilibre E_c^{2i-1} est stable et l'équilibre E_c^{2i} est instable.*
 - *Si $n = 2p + 1$, $p \in \mathbb{N}$, alors E_2 est instable, l'équilibre E_c^1 est stable et pour chaque $1 \leq i \leq p$ l'équilibre E_c^{2i+1} est stable et l'équilibre E_c^{2i} est instable.*

Démonstration. Supposons que dans le premier cas $F_1(S_1) > F_2(S_1)$. Alors d'après le Lemme 3.1.2, nous avons E_1 est stable et E_0 est instable car on a toujours $\lambda_1 < S_1 < S^0$ et $\lambda_2 < S_2 < S^0$. Nous supposons maintenant que l'équation $F_1(S) = F_2(S)$ admet $n = 2p + 1$ solutions S_c^j , $j = 1, 2, \dots, n$. Comme les intersections sont transverses (voir Fig. 3.3), alors pour chaque $1 \leq i \leq p$ on a :

$$F_1'(S_c^{2i+1}) < F_2'(S_c^{2i+1}), \quad F_1'(S_c^{2i}) > F_2'(S_c^{2i}) \quad \text{et} \quad F_1'(S_c^1) < F_2'(S_c^1).$$

D'après le Lemme 3.1.2, nous déduisons que les équilibres E_c^{2i+1} sont instables et les équilibres E_c^{2i} sont stables.

Si $n = 2p$, alors $F_1(S_2) > F_2(S_2)$, c'est à dire, l'équilibre E_2 est instable. Si $n = 2p + 1$, alors $F_1(S_2) < F_2(S_2)$ et l'équilibre E_2 est stable.

De la même manière on peut facilement vérifier le deuxième cas. □

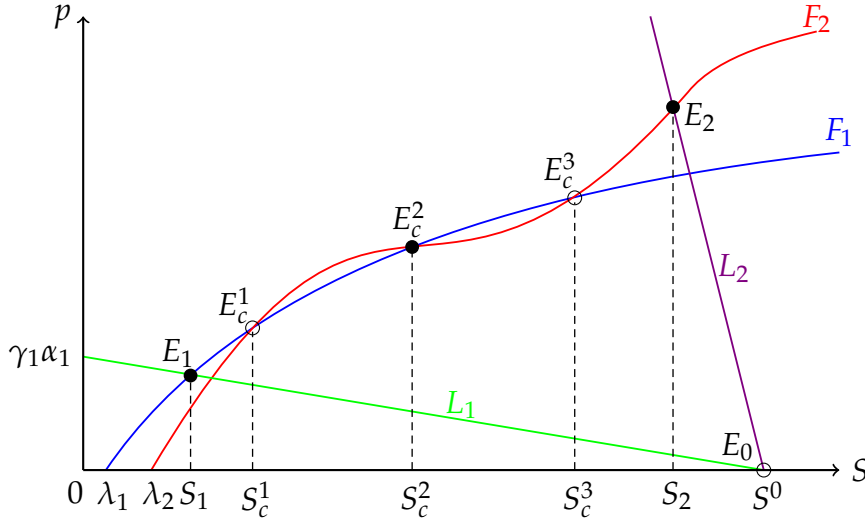


FIGURE 3.3 – Cas $n = 3$: Stabilité locale de E_1, E_2, E_c^2 et instabilité de E_c^1, E_c^3, E_0 .

Le Tableau suivant résume le résultat de la Proposition 3.1.6

	Équilibres										
	Parité de n		E_1	E_c^1	E_c^2	...	E_c^{2i}	E_c^{2i+1}	...	E_c^n	E_2
$F_1(S_1) > F_2(S_1)$	n impaire		S	I	S	...	S	I	...	I	S
	n paire		S	I	S	...	S	I	...	S	I
$F_1(S_1) < F_2(S_1)$	n impaire		I	S	S	...	I	S	...	S	I
	n paire		I	S	S	...	I	S	...	I	S

TABLE 3.2 – Les équilibres et leurs natures dans le cas générique. Le symbole S (resp. I) se lit stable (resp. instable).

3.1.4 Stabilité globale

Dans cette section, nous étudions la stabilité globale de l'équilibre strictement positif de (3.1) lorsqu'il existe et est unique.

Soient $\Sigma = S + x/\gamma_1 + y/\gamma_2$ et $\Gamma = p - \alpha_1 x - \alpha_2 y$. Alors, par la Proposition 3.1.1, pour toute condition initiale positive, toutes les trajectoires du système (3.1) sont bornées. En outre, l'ensemble Ω est attracteur de toutes les trajectoires. En utilisant (3.3) et (3.4), le système (3.1) est équivalent au système asymptotiquement autonome

$$\begin{cases} x' = \left[\mu_1 \left(\Sigma(t) - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \Gamma(t) + \alpha_1 x + \alpha_2 y \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(\Sigma(t) - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \Gamma(t) + \alpha_1 x + \alpha_2 y \right) - D \right] y \end{cases}$$

dont le système limite est

$$\begin{cases} x' = \left[\mu_1 \left(S^0 - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \alpha_1 x + \alpha_2 y \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(S^0 - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \alpha_1 x + \alpha_2 y \right) - D \right] y. \end{cases} \quad (3.27)$$

Le système (3.27) est défini sur l'ensemble $\Delta = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : x/\gamma_1 + y/\gamma_2 \leq S^0\}$. L'étude du portrait de phase de ce système réduit sur Δ montre qu'il existe seulement des noeuds stables, des noeuds instables, des points selles et qu'il n'existe pas de trajectoires joignant deux points selles. Ainsi, nous pouvons appliquer le résultat de Thieme (voir annexe A.8) et conclure que le comportement asymptotique de la solution du système (3.1) est le même que celui du système réduit (3.27).

Le système (3.27) admet

$$\mathbb{E}_0 = (0, 0), \quad \mathbb{E}_1 = (x_1, 0), \quad \mathbb{E}_2 = (0, y_2), \quad \mathbb{E}_c = (x_c, y_c)$$

comme des points d'équilibre, avec $x_1 = \gamma_1(S^0 - S_1)$, $y_2 = \gamma_2(S^0 - S_2)$ et x_c, y_c sont donnés par (3.20), (3.21), respectivement.

Le lemme suivant montre que le système (3.27) n'admet pas d'orbite périodique à l'intérieur de Δ .

Lemme 3.1.3 *Le système (3.27) n'a pas d'orbites périodiques à l'intérieur de Δ .*

Démonstration. En fait le changement de variable $\xi_1 = \ln(x)$ et $\xi_2 = \ln(y)$, dont les dérivées par rapport au temps sont $\xi_1' = x'/x$ et $\xi_2' = y'/y$. On obtient alors le système suivant :

$$\begin{cases} \xi_1' = k_1(\xi_1, \xi_2) := \mu_1(S^0 - e^{\xi_1}/\gamma_1 - e^{\xi_2}/\gamma_2, \alpha_1 e^{\xi_1} + \alpha_2 e^{\xi_2}) - D \\ \xi_2' = k_2(\xi_1, \xi_2) := \mu_2(S^0 - e^{\xi_1}/\gamma_1 - e^{\xi_2}/\gamma_2, \alpha_1 e^{\xi_1} + \alpha_2 e^{\xi_2}) - D. \end{cases} \quad (3.28)$$

Nous avons

$$\frac{\partial k_1}{\partial \xi_1} + \frac{\partial k_2}{\partial \xi_2} = -\frac{e^{\xi_1}}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha_1 e^{\xi_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial p} - \frac{e^{\xi_2}}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha_2 e^{\xi_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial p} < 0,$$

alors d'après le critère du Dulac, on déduit que le système (3.28) n'a pas de trajectoire périodique. Par conséquent (3.27) n'a pas d'orbite périodique dans Δ . \square

Théorème 3.1 *Supposons que l'équation $F_1(S) = F_2(S)$ admet une unique solution S_c , telle que $S_1 < S_c < S_2$. Si $F_1(S_1) < F_2(S_1)$, alors l'équilibre strictement positif E_c est globalement asymptotiquement stable par rapport aux solutions avec des conditions initiales strictement positives.*

Démonstration. les conditions d'existence et de stabilité de $\mathbb{E}_0, \mathbb{E}_1, \mathbb{E}_2$ et \mathbb{E}_c sont celles de E_0, E_1, E_2 et E_c , respectivement, données dans le Tableau 3.1. Ainsi, si $F_1(S_1) < F_2(S_1)$, alors d'après le Tableau 3.2, les équilibres $\mathbb{E}_0, \mathbb{E}_1$ et \mathbb{E}_2 sont instables, l'équilibre \mathbb{E}_c est LES. Pour prouver le théorème il reste seulement à montrer que c'est un attracteur global.

On a $x/\gamma_1 + y/\gamma_2 \leq \max(S^0, x(0)/\gamma_1 + y(0)/\gamma_2)$ pour tout $(x, y) \in \mathbb{R}_+^2$. Alors pour toute condition initiale positive, les solutions du système (3.28) sont positivement bornées et par suite les ensembles ω -limites sont compacts non vides. En utilisant le Théorème de Poincaré-Bendixson, ces ensembles limites sont soit des points d'équilibre soit des orbites périodiques soit des polycycles. D'après le Lemme 3.1.3, on ne peut pas avoir dans l'ensemble ω -limite une orbite périodique. De la même manière que dans la preuve de la Proposition 1.5.1, en utilisant le Théorème de Butler-McGehee, nous déduisons que toutes les solutions convergent globalement vers l'équilibre strictement positif E_c . Finalement, on applique le résultat de Thieme (voir annexe A.8) pour conclure que E_c est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (3.1). \square

3.1.5 Diagramme opératoire

Dans cette section nous discutons l'existence et la stabilité des équilibres par rapport aux paramètres opératoires D et S^0 . Nous supposons que les fonctions μ_i , $i = 1, 2$ sont fixes. En faisant le changement de variable suivant :

$$\hat{x} = \frac{x}{\gamma_1}, \quad \hat{y} = \frac{y}{\gamma_2},$$

le système (3.1) devient

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - \mu_1(S, p)\hat{x} - \mu_2(S, p)\hat{y} \\ \hat{x}' &= [\mu_1(S, p) - D]\hat{x} \\ \hat{y}' &= [\mu_2(S, p) - D]\hat{y} \\ p' &= \hat{\alpha}_1\mu_1(S, p)\hat{x} + \hat{\alpha}_2\mu_2(S, p)\hat{y} - Dp \end{cases} \quad (3.29)$$

avec $\hat{\alpha}_1 = \alpha_1\gamma_1$ et $\hat{\alpha}_2 = \alpha_2\gamma_2$. Par suite, et sans perte de généralité, on peut supposer que les coefficients de rendement sont égaux à 1 ($\gamma_1 = \gamma_2 = 1$). Par conséquent, nous considérons le système

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - \mu_1(S, p)x - \mu_2(S, p)y \\ x' &= [\mu_1(S, p) - D]x \\ y' &= [\mu_2(S, p) - D]y \\ p' &= \alpha_1\mu_1(S, p)x + \alpha_2\mu_2(S, p)y - Dp. \end{cases} \quad (3.30)$$

Notre objectif maintenant est de décrire les diagrammes opératoires. Le diagramme opératoire que nous considérons montre comment le modèle se comporte lorsque nous modifions les deux paramètres de contrôle D et S^0 dans le système (3.30).

Soit Γ_i la courbe de l'équation $S^0 = \lambda_i(D)$, $i = 1, 2$:

$$\Gamma_i = \{(D, S^0) : S^0 = \lambda_i(D)\}. \quad (3.31)$$

D'après le Tableau 3.1, la courbe Γ_1 est la frontière pour laquelle E_1 existe (la courbe en noir sur les Figs. 3.4 et 3.5), la courbe Γ_2 est la frontière pour laquelle E_2 existe (la courbe en bleu sur les Figs. 3.4 et 3.5).

Rappelons que S_i , $i = 1, 2$, sont définis comme les solutions des équations $F_i(S, D) = L_i(S, S^0)$, $i = 1, 2$. Par conséquent, les S_i , $i = 1, 2$, dépendent des paramètres opératoires D et S^0 . Nous les notons par $S_i(D, S^0)$, $i = 1, 2$. On définit les ensembles

$$\begin{aligned}\Gamma_1^c &= \{(D, S^0) : F_1(S_1(D, S^0), D) = F_2(S_1(D, S^0), D)\}, \\ \Gamma_2^c &= \{(D, S^0) : F_1(S_2(D, S^0), D) = F_2(S_2(D, S^0), D)\},\end{aligned}\tag{3.32}$$

qui sont des courbes dans le cas générique. Si les courbes Γ_i , $i = 1, 2$, se coupent en un point (D_*, S_*^0) du plan, alors on a :

$$\mu_1(S_*^0, 0) = \mu_2(S_*^0, 0) = D_*.\tag{3.33}$$

De (3.33), nous déduisons que

$$F_i(S_i(D_*, S_*^0), D_*) = 0 \quad \text{et} \quad F_j(S_i(D_*, S_*^0), D_*) = 0 \quad i = 1, 2, j = 1, 2, i \neq j.$$

Par conséquent, le point (D_*, S_*^0) appartient aux ensembles Γ_i^c , $i = 1, 2$. Donc, si Γ_i , $i = 1, 2$, se coupent en un point du plan (D, S^0) , alors les courbes Γ_i^c se coupent au même point.

Les courbes Γ_1^c et Γ_2^c sont les frontières pour lesquelles E_1 et E_2 sont instables et en même temps E_c existe (les courbes en rouge et en vert sur les Figs. 3.4 et 3.5, respectivement).

Par conséquent, les courbes Γ_1 , Γ_2 , Γ_1^c et Γ_2^c séparent le plan opératoire (D, S^0) au plus en sept régions distinctes, comme illustré sur la Fig. 3.4 ci-dessous, étiquetées $\mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3, \mathcal{J}_4, \mathcal{J}_5, \mathcal{J}_6$ et \mathcal{J}_7 .

Notons que pour tracer les diagrammes opératoires, on doit choisir les fonctions μ_i , $i = 1, 2$, et fixer les valeurs des paramètres biologiques. Nous illustrons cela dans la section suivante pour divers exemples.

3.2 Exemples

Dans cette section, nous considérons le modèle général (3.30) avec des fonctions de croissance μ_i , $i = 1, 2$, de Monod

$$\mu_i(S, p) = \frac{m_i S}{(a_i + S) \left(1 + \frac{p}{K}\right)}, \quad i = 1, 2.\tag{3.34}$$

Nous allons montrer l'utilité de nos résultats sur la construction du diagramme opératoire correspondant à un ensemble de paramètres biologiques rencontrés dans la littérature, en particulier ceux qui sont considérés dans [7]. Nous considérons également un ensemble de paramètres biologiques qui ne sont pas tirés de la littérature existante, et qui sont choisis en raison de leurs propriétés intéressantes, voir le Cas 3 dans le Tableau 3.3. Nous limitons notre attention à (3.30) où μ_i , $i = 1, 2$ sont donnés par (3.34). Dans ce cas, les seuils de croissance $\lambda_1(D)$ et $\lambda_2(D)$ définis par (3.5) sont donnés explicitement par :

$$\lambda_1(D) = \frac{a_1 D}{m_1 - D} \quad \text{et} \quad \lambda_2(D) = \frac{a_2 D}{m_2 - D}.\tag{3.35}$$

Les expressions des fonctions F_i , $i = 1, 2$, et L_i , $i = 1, 2$, définis par (3.12), (3.15), (3.11) et (3.14), respectivement, peuvent être calculées explicitement :

$$F_i(S, D) = \frac{K_i[(m_i - D)S - a_i D]}{D(a_i + S)} \quad \text{et} \quad L_i(S, S^0) = \alpha_i(S^0 - S), \quad i = 1, 2. \quad (3.36)$$

D'autre part, les solutions $S_i(D, S^0)$, $i = 1, 2$, des équations $F_i(S_i, D) = L_i(S_i, S^0)$, $i = 1, 2$, qui sont utilisées dans E_i , $i = 1, 2$, respectivement, sont simplement les solutions positives des équations quadratiques :

$$K_i[(m_i - D)S_i - a_i D] = \alpha_i D(S^0 - S_i)(a_i + S_i), \quad i = 1, 2. \quad (3.37)$$

La solution $S_c(D)$ de l'équation $F_1(S_c, D) = F_2(S_c, D)$ qui est utilisée dans E_c est simplement la solution positive de l'équation quadratique :

$$K_1 D(a_2 + S_c)[(m_1 - D)S_c - a_1 D] = K_2 D(a_1 + S_c)[(m_2 - D)S_c - a_2 D]. \quad (3.38)$$

On note que l'équation (3.38) ne peut pas avoir plus de deux solutions.

Si nous voulons tracer le diagramme opératoire, nous devons fixer les valeurs des paramètres biologiques. Pour les simulations numériques, nous allons utiliser les valeurs nominales du Tableau 3.3.

Paramètres	m_1	m_2	a_1	a_2	K_1	K_2	α_1	α_2
Unités	h^{-1}	h^{-1}	gl^{-1}	gl^{-1}	gl^{-1}	gl^{-1}		
Cas (a)	1.0	2.0	0.01	0.04	0.01	0.006	0.1	4.0
Cas (b)	1.0	2.0	0.01	0.04	0.01	0.006	4.0	0.1
Case (c)	9.0	2.0	0.04	0.006	0.001	0.005	0.005	0.4

TABLE 3.3 – Les valeurs des paramètres pour les cas (a), (b) et (c) des Figs. 3.4 et 3.5.

3.2.1 Diagramme opératoire : Les courbe Γ_1^c et Γ_2^c ne se coupent pas

Ce cas correspond aux valeurs des paramètres utilisées dans [7], données dans le Tableau 3.3, Cas (a) et (b). Nous voyons dans le tableau 3.1 que les courbes Γ_1 et Γ_2 du diagramme opératoire, données par (3.31), sont les frontières pour lesquelles E_1 et E_2 existent, respectivement. En plus de ces courbes, nous traçons aussi sur le diagramme opératoire de la Fig. 3.4, les courbes Γ_1^c et Γ_2^c . Dans ce cas, ces courbes ne se coupent pas. D'après le Lemme 3.1.2, ces courbes séparent la région d'existence de E_c en deux sous-régions étiquetées \mathcal{J}_6 et \mathcal{J}_7 , de sorte que E_c est LES dans \mathcal{J}_7 (voir Fig. 3.4(b)), et instable dans \mathcal{J}_6 (voir Fig. 3.4(a)). Dans la région \mathcal{J}_6 , le système présente une bi-stabilité de E_1 et E_2 . Par conséquent, les courbes Γ_1 , Γ_2 , Γ_1^c et Γ_2^c séparent le plan opératoire (D, S^0) au plus en sept régions distinctes, comme illustré sur la Fig. 3.4, étiquetées \mathcal{J}_1 , \mathcal{J}_2 , \mathcal{J}_3 , \mathcal{J}_4 , \mathcal{J}_5 , \mathcal{J}_6 et \mathcal{J}_7 . Certaines de ces régions peuvent être vides, comme indiqué sur la Fig. 3.4, où la région \mathcal{J}_7 est vide dans le cas (a) et la région \mathcal{J}_6 est vide dans le cas (b). Le diagramme opératoire est illustré dans la Fig. 3.4. (Notre diagramme est similaire au diagramme de [7], Fig. 1) D'après le Tableau 3.4, on déduit le résultat suivant :

Proposition 3.2.1 *Le Tableau 3.4 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_1 , E_2 et E_c dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.4.*

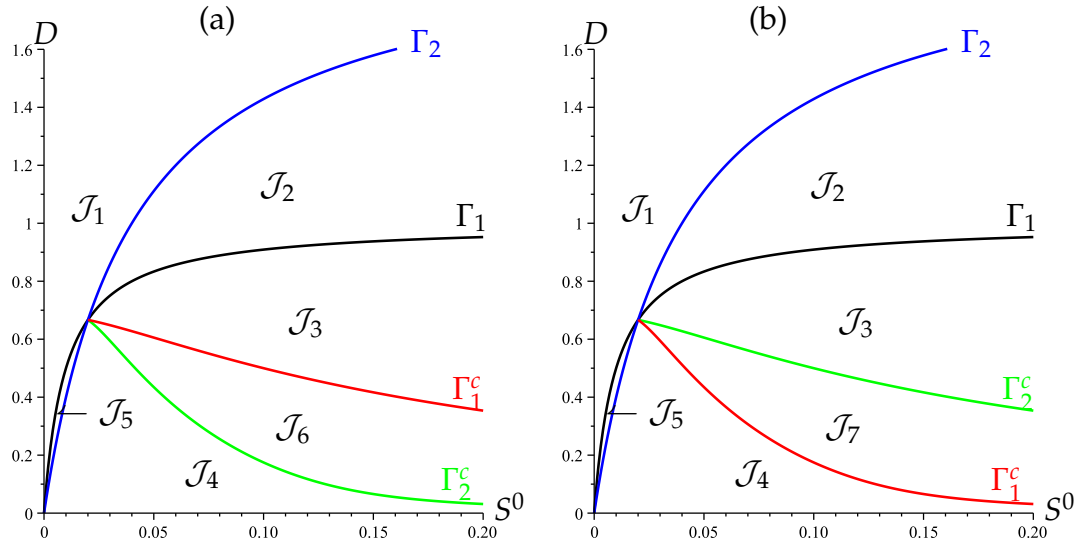


FIGURE 3.4 – Diagramme opératoire du système (3.30) où μ_i sont donnés par (3.34) et les courbes Γ_i^c ne se croisent pas. (a) : L'apparition de la région de bistabilité \mathcal{J}_6 , suivie de la disparition de la région de coexistence \mathcal{J}_7 . (b) : L'apparition de la région de coexistence \mathcal{J}_7 . Les paramètres biologiques utilisés pour construire les Figs. 3.4(a,b) sont exactement les mêmes, sauf que les valeurs de $\alpha_i\gamma_i$ ont été inversées.

Regions	E_0	E_1	E_2	E_c
\mathcal{J}_1	S			
\mathcal{J}_2	I		S	
\mathcal{J}_3	I	I	S	
\mathcal{J}_4	I	S	I	
\mathcal{J}_5	I	S		
\mathcal{J}_6	I	S	S	I
\mathcal{J}_7	I	I	I	S

TABLE 3.4 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.4, lorsque les courbes γ_i^c ne se coupent pas.

3.2.2 Diagramme opératoire : Les courbe Γ_1^c et Γ_2^c se coupent

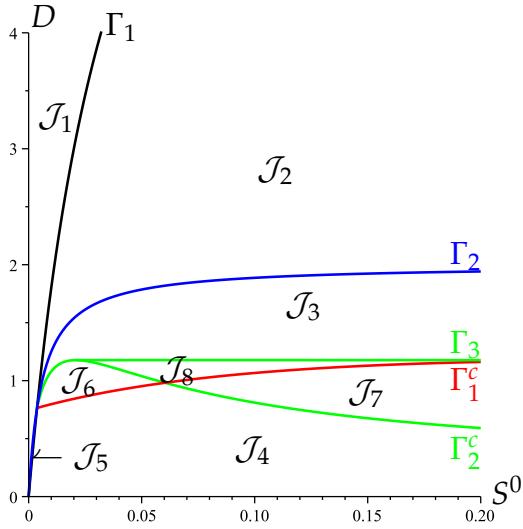
Ce cas correspond aux valeurs des paramètres indiquées dans le Tableau 3.3, Cas (c). Dans ce cas, les courbes Γ_1^c et Γ_2^c se coupent. Nous traçons également sur le diagramme opératoire de la Fig. 3.5 la ligne horizontale Γ_3 définie par :

$$\Gamma_3 = \{(D, S^0) : D = 1.1769, S^0 > 0.0207\},$$

où $(S^0 = 0.0207, D = 1.1769)$ est un point maximum de la courbe Γ_2^c . Dans ce cas, les courbes Γ_1 , Γ_2 , Γ_1^c , Γ_2^c et Γ_3 séparent le plan opératoire (D, S^0) en huit régions

distinctes, comme illustré sur la Fig. 3.5, étiquetées $\mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3, \mathcal{J}_4, \mathcal{J}_5, \mathcal{J}_6, \mathcal{J}_7$ et \mathcal{J}_8 . Dans la région \mathcal{J}_8 , le système présente une bi-stabilité de E_1 et E_c^2 . Les autres régions sont définies comme dans la section précédente. Le diagramme opératoire est illustré à la Fig. 3.5. D'après le Tableau 3.5, on déduit le résultat suivant :

Proposition 3.2.2 *Le Tableau 3.5 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0, E_1, E_2, E_c^1 et E_c^2 dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.5.*



Regions	E_0	E_1	E_2	E_c^1	E_c^2
\mathcal{J}_1	S				
\mathcal{J}_2	I	S			
\mathcal{J}_3	I	S	I		
\mathcal{J}_4	I	I	S		
\mathcal{J}_5	I		S		
\mathcal{J}_6	I	S	S	I	
\mathcal{J}_7	I	I	I		S
\mathcal{J}_8	I	S	I	I	S

TABLE 3.5 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.5.

FIGURE 3.5 – Diagramme opératoire du système (3.30) où les courbes Γ_i^c se croisent.

3.3 Cas de l'inhibiteur produit par une espèce et est affectée par lui

Nous nous intéressons ici à l'étude du modèle (3.1) dans le cas $\alpha_2 = 0$ et où la fonction μ_2 ne dépend que de S . Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - \mu_1(S, p) \frac{x}{\gamma_1} - \mu_2(S) \frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= [\mu_1(S, p) - D]x \\ y' &= [\mu_2(S) - D]y \\ p' &= \alpha_1 \mu_1(S, p)x - Dp. \end{cases} \quad (3.39)$$

Ce modèle a été étudié par Freitas et Fredrickson [7] dans le cas où les fonctions de croissance $\mu_i, i = 1, 2$, sont de la forme

$$\mu_1(S, p) = \frac{m_1 S}{(a_1 + S) \left(1 + \frac{p}{K}\right)}, \quad \mu_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S} \quad (3.40)$$

où $m_i, a_i, i = 1, 2$ et K sont des paramètres constants positifs.

Dans ce paragraphe, nous supposons que les fonctions de croissance sont plus générales et vérifient les hypothèses suivantes :

(H1) : $\mu_1(0, p) = 0$ et $\mu_1(S, p) > 0$ pour tout $S > 0$ et tout $p \geq 0$.

(H2) : $\frac{\partial \mu_1}{\partial S}(S, p) > 0$ et $\frac{\partial \mu_1}{\partial p}(S, p) < 0$ pour tout $S \geq 0$ et tout $p > 0$.

(H3) : $\mu_2(0) = 0$ et $\mu_2'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Proposition 3.3.1 *Pour des valeurs initiales positives, les solutions de (3.39) restent positives et bornées pour tout $t \geq 0$. De plus, l'ensemble compact*

$$\Omega = \left\{ (S, x, y, p) \in \mathbb{R}_+^4 : p = \alpha_1 x, \quad S + \frac{x}{\gamma_1} + \frac{y}{\gamma_2} = S^0 \right\}$$

est attracteur positif invariant de toutes les solutions du système (3.39).

Ce résultat est montré en utilisant des arguments similaires à ceux de la Proposition 3.1.1.

Pour étudier l'existence des points d'équilibre du système (3.39), nous définissons les fonctions suivantes

$$f_1(S) = \mu_1(S, 0), \quad f_2(S) = \mu_2(S) \quad \text{et} \quad g_1(p) = \mu_1(+\infty, p).$$

Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, sont strictement croissantes et strictement positives pour tout $S > 0$. Si les équations $f_1(S) = D$ et $f_2(S) = D$ admettent des solutions, elles sont uniques et nous définissons alors les seuils de croissance comme suit :

$$\lambda_1 = f_1^{-1}(D) \quad \text{et} \quad \lambda_2 = f_2^{-1}(D) = \mu_2^{-1}(D). \quad (3.41)$$

Sinon, on pose : $\lambda_1 = +\infty$ et $\lambda_2 = +\infty$. La fonction g_1 est strictement décroissante et strictement positive pour tout $p \geq 0$, et nous avons

$$g_1(0) = \mu_1(+\infty, 0) = f_1(+\infty).$$

Si l'équation $g_1(p) = D$ admet une solution, alors on pose :

$$p_1^* = g_1^{-1}(D). \quad (3.42)$$

Sinon, on pose : $p_1^* = +\infty$.

3.3.1 Existence des équilibres

Nous étudions dans la suite l'existence et l'unicité des points d'équilibre du système (3.39). Nous démontrons le résultat suivant :

Proposition 3.3.2 *Supposons que (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Soit L_1 et F_1 définies par (3.11) et (3.12), respectivement. Les points d'équilibre du système (3.39) sont donnés par*

- L'équilibre de lessivage, $E_0(S^0, 0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- L'équilibre d'extinction de y , $E_1(S_1, x_1, 0, p_1)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$, avec S_1 est la solution de l'équation

$$F_1(S) = L_1(S), \quad x_1 = \gamma_1(S^0 - S_1), \quad \text{et} \quad p_1 = \alpha_1 \gamma_1(S^0 - S_1).$$

— L'équilibre d'extinction de x , $E_2(\lambda_2, 0, y_2, 0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$, avec

$$y_2 = \gamma_2(S^0 - \lambda_2).$$

— L'équilibre de coexistence, $E_c(\lambda_2, x_c, y_c, p_c)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$ et $\lambda_1 < \lambda_2 < S_1$, avec

$$x_c = \frac{1}{\alpha_1} F_1(\lambda_2), \quad y_c = \gamma_2 \left[S^0 - \lambda_2 - \frac{1}{\alpha_1 \gamma_1} F_1(\lambda_2) \right] \quad \text{et} \quad p_c = F_1(\lambda_2).$$

Démonstration. Les équilibres du système (3.39) sont donnés par les solutions des équations

$$\begin{cases} (S^0 - S)D = \mu_1(S, p) \frac{x}{\gamma_1} + \mu_2(S) \frac{y}{\gamma_2} \\ x = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_1(S, p) - D = 0 \\ y = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_2(S) - D = 0 \\ \alpha_1 \mu_1(S, p)x = Dp. \end{cases} \quad (3.43)$$

On peut facilement vérifier l'existence de l'équilibre de lessivage $E_0(S^0, 0, 0, 0)$.

• Si $y = 0$ et $x > 0$, alors de la deuxième équation de (3.43), nous avons $\mu_1(S, p) = D$, et de la première équation, on obtient

$$x = \gamma_1(S^0 - S), \quad (3.44)$$

tandis que la quatrième équation nous donne $p = \alpha_1 x$. Par conséquent,

$$p = L_1(S) := \alpha_1 \gamma_1 (S^0 - S). \quad (3.45)$$

La fonction L_1 est strictement décroissante, avec $L_1(0) = \alpha_1 \gamma_1 S^0$ et $L_1(S^0) = 0$. Maintenant, en utilisant le Lemme 3.1.1, pour tout $S \geq 0$ et tout $p > 0$, l'équation $\mu_1(S, p) - D = 0$ définit une fonction

$$p = F_1(S). \quad (3.46)$$

La fonction F_1 est strictement croissante, avec $F_1(\lambda_1) = 0$ et $\lim_{S \rightarrow \infty} F_1(S) = g_1^{-1}(D)$. Les points d'équilibre sont les points d'intersection des graphes des fonctions

$$p = L_1(S) \quad \text{et} \quad p = F_1(S).$$

Puisque la fonction L_1 est strictement décroissante et la fonction F_1 est strictement croissante, alors il existe une unique solution S_1 si $\lambda_1 < S^0$ et aucune solution si $\lambda_1 > S^0$ (voir Fig.3.6). En remplaçant S par S_1 dans les équations (3.44) et (3.45) on obtient $x_1 = \gamma_1(S^0 - S_1)$ et $p_1 = \alpha_1 \gamma_1(S^0 - S_1)$. C'est l'équilibre d'extinction de y ,

$$E_1(S_1, x_1, 0, p_1).$$

• Si $y > 0$ et $x = 0$, alors de la troisième équation de (3.43), on obtient $S = \lambda_2$, et de la première équation, nous déduisons qu'alors $y_2 = \gamma_2(S^0 - \lambda_2)$, tandis que la quatrième équation nous donne $p = 0$. C'est l'équilibre d'extinction de x ,

$$E_2(\lambda_2, 0, y_2, 0).$$

- Si $x > 0$ et $y > 0$, alors de la troisième équation de (3.43), nous obtenons

$$S_c = \lambda_2. \quad (3.47)$$

En remplaçant S par λ_2 dans la seconde équation de (3.43), on déduit

$$p_c = F_1(\lambda_2) \quad (3.48)$$

qui est unique par la monotonie de la fonction F_1 . De plus, on peut résoudre la dernière équation de (3.43) pour x pour donner

$$x_c = \frac{1}{\alpha_1} F_1(\lambda_2). \quad (3.49)$$

De la première équation (3.43) nous avons

$$y_c = \gamma_2 \left[S^0 - \lambda_2 - \frac{1}{\alpha_1 \gamma_1} F_1(\lambda_2) \right]. \quad (3.50)$$

Par conséquent, un équilibre strictement positif $E_c(S_c, x_c, y_c, p_c)$ du système (3.43), s'il existe, est unique.

Nous étudions maintenant les conditions d'existence de l'équilibre strictement positif E_c . Nous notons d'abord que

$$\frac{x_c}{\gamma_1} + \frac{y_c}{\gamma_2} = S^0 - \lambda_2 > 0 \iff \lambda_2 < S^0. \quad (3.51)$$

De plus, nous avons $x_c > 0$ si et seulement si $p_c > 0$. Comme la fonction F_1 est croissante, et $F_1(\lambda_1) = 0$, nous avons

$$p_c > 0 \iff F_1(\lambda_2) > 0 \iff F_1(\lambda_2) > F_1(\lambda_1) \iff \lambda_2 > \lambda_1. \quad (3.52)$$

D'autre part, en utilisant (3.50), (3.47) et (3.49) nous avons

$$y_c > 0 \iff \frac{1}{\alpha_1 \gamma_1} F_1(\lambda_2) < S^0 - \lambda_2 \iff F_1(\lambda_2) < L_1(\lambda_2) \iff \lambda_2 < S_1. \quad (3.53)$$

Finalement de (3.51), (3.52) et (3.53) on déduit que l'équilibre strictement positif E_c existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$ et $\lambda_1 < \lambda_2 < S_1$. \square

3.3.2 Stabilité locale des points d'équilibre

Nous proposons dans la suite l'étude de la stabilité locale des points d'équilibre du système (3.39). En utilisant le changement de variable

$$\Sigma = S^0 - S - x/\gamma_1 - y/\gamma_2$$

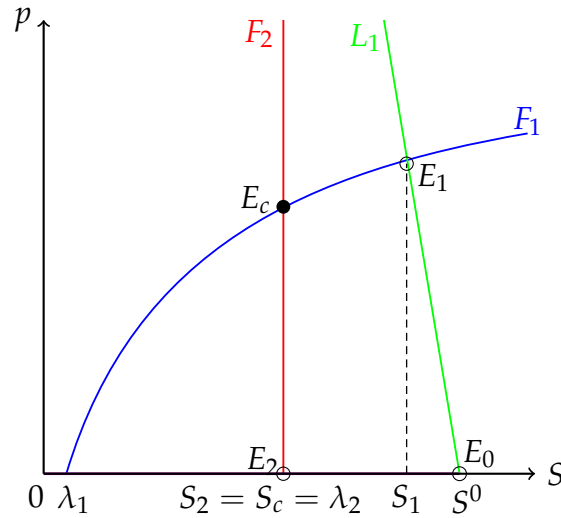


FIGURE 3.6 – Projection des points d'équilibre E_0 , E_1 , E_2 et E_c dans le plan (S, p) et conditions d'existence et de stabilité de ces points. Les points d'équilibres stables sont désignés par des cercles pleins et les points d'équilibres instables sont désignés par des cercles vides.

dans le système (3.39), on obtient le système en cascade équivalent suivant :

$$\begin{cases} \Sigma' = -D\Sigma \\ x' = \left[\mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) - D \right] y \\ p' = \alpha_1 \mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) x - Dp. \end{cases} \quad (3.54)$$

Maintenant, on fait le changement de variable $\Gamma = p - \alpha_1 x$ dans (3.54). Alors, puisque $\Gamma' = -D\Gamma$, il est simple de vérifier que le système (3.54) est équivalent à

$$\begin{cases} \Gamma' = -D\Gamma \\ \Sigma' = -D\Sigma \\ x' = \left[\mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \Gamma + \alpha_1 x \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \Gamma + \alpha_1 x \right) - D \right] y. \end{cases} \quad (3.55)$$

La matrice jacobienne associée à la linéarisation de (3.55) évaluée au point d'équilibre $E^* = (0, 0, x^*, y^*)$, prend la forme triangulaire :

$$J = \begin{bmatrix} -D & 0 & 0 \\ 0 & -D & 0 \\ A & B & M \end{bmatrix}$$

où M est la matrice carrée suivante

$$M = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix}, \quad (3.56)$$

avec

$$m_{11} = \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p} \right) x^* + \mu_1(S^0 - x^*/\gamma_1 - y^*/\gamma_2, \alpha_1 x^*) - D,$$

$$m_{12} = \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S} x^*, \quad m_{21} = \frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} y^*,$$

$$m_{22} = \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} y^* + \mu_2(S^0 - x^*/\gamma_1 - y^*/\gamma_2) - D.$$

Par conséquent, les valeurs propres de J sont $-D$, $-D$, ainsi que les valeurs propres de la matrice M . Donc, le point d'équilibre E^* est localement exponentiellement stable (LES) si et seulement si les valeurs propres de M sont à partie réelle strictement négative.

La stabilité locale des équilibres du système (3.55) est donnée par le lemme suivant :

Lemme 3.3.1

- E_0 est LES si et seulement si $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$. Dans ce cas E_1 , E_2 et E_c n'existent pas.
- Si E_1 existe, alors il est LES si et seulement si $S_1 < \lambda_2$.
- Si E_2 existe, alors il est LES si et seulement si $\lambda_2 < \lambda_1$.
- Dès que l'équilibre strictement positif E_c existe, il est LES.

Démonstration.

- À l'équilibre E_0 , La matrice M définie par (3.56) est égale à

$$M_0 = \begin{bmatrix} \mu_1(S^0, 0) - D & 0 \\ 0 & \mu_2(S^0) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_0 sont $\mu_1(S^0, 0) - D$ et $\mu_2(S^0) - D$. Alors, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable si et seulement si $\mu_1(S^0, 0) < D$ et $\mu_2(S^0) < D$, ce qui est équivalent à $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$.

- Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire $\lambda_1 < S^0$. À l'équilibre E_1 , La matrice M définie par (3.56) est égale à

$$M_1 = \begin{bmatrix} \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_1, 0) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_1, 0) \right) x_1 & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_1, 0) x_1 \\ 0 & \mu_2(S^0 - x_1/\gamma_1) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_1 sont les éléments diagonaux. Une valeur propre est négative. Alors, l'équilibre E_1 est LES si et seulement si $\mu_2(S^0 - x_1/\gamma_1) - D = \mu_2(S_1) - D < 0$, ce qui est équivalent à $S_1 < \lambda_2$.

- Supposons que l'équilibre E_2 existe, c'est-à-dire $\lambda_2 < S^0$. À l'équilibre E_2 , la matrice M définie par (3.56) est égale à

$$M_2 = \begin{bmatrix} \mu_1(S^0 - y_2/\gamma_2, 0) - D & 0 \\ \frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(0, y_2) y_2 & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(0, y_2) y_2 \end{bmatrix}.$$

Donc, à nouveau, les valeurs propres de M_2 ne sont que les éléments diagonaux. Une valeur propre est négative. Alors, l'équilibre E_2 est LES si et seulement si $\mu_1(S^0 - y_2/\gamma_2, 0) - D = \mu_1(\lambda_2, 0) - D < 0$, ce qui est équivalent à $\mu_1(\lambda_2, 0) < \mu_1(\lambda_1, 0)$, c'est-à-dire, $\lambda_2 < \lambda_1$.

- À l'équilibre positif E_c , La matrice M définie par (3.56) prend la forme :

$$M_c = \begin{bmatrix} \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_c, y_c) \right) x_c & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) x_c \\ \frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) y_c & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) y_c \end{bmatrix}.$$

Comme

$$\text{tr}(M_c) = \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_c, y_c) \right) x_c + \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) y_c < 0$$

et

$$\det(M_c) = \frac{-\alpha_1}{\gamma_2} \left[\frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) \frac{\partial \mu_1}{\partial p}(x_c, y_c) \right] x_c y_c > 0,$$

alors les deux valeurs propres de M_c sont de partie réelle strictement négative. Par suite, l'équilibre E_c est LES. \square

Par la Proposition 3.3.2 et le Lemme 3.3.1, on peut facilement obtenir le résultat suivant.

Proposition 3.3.3 *L'équilibre strictement positif E_c existe et est LES si et seulement si E_2 existe et est instable, et si E_1 existe, il est également instable (voir Fig.3.6).*

Le tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité locale des équilibres de (3.39),

Équilibres	Existence	LES
E_0	Toujours	$\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$
E_1	$\lambda_1 < S^0$	$S_1 < \lambda_2$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$\lambda_2 < \lambda_1$
E_c	$\lambda_2 < S^0$ et $\lambda_1 < \lambda_2 < S_1$	LES lorsqu'il existe

TABLE 3.6 – Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.39).

Nous pouvons vérifier le résultat suivant de la même manière que pour le Théorème 3.1.

Théorème 3.2 *Dès que l'équilibre strictement positif E_c existe, il est globalement asymptotiquement stable (GAS) par rapport aux solutions avec des conditions initiales strictement positives.*

3.3.3 Diagramme opératoire

Nous supposons que μ_1 et μ_2 sont fixés, et sans perte de généralité, on peut supposer que les coefficients de rendement sont égaux à 1 ($\gamma_1 = \gamma_2 = 1$). Par conséquent, nous considérons le système

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - \mu_1(S, p)x - \mu_2(S)y \\ x' &= [\mu_1(S, p) - D]x \\ y' &= [\mu_2(S) - D]y \\ p' &= \alpha_1\mu_1(S, p)x - Dp. \end{cases} \quad (3.57)$$

Soient Γ_1 et Γ_2 les courbes associées aux équations $D = \mu_1(S^0, 0)$ et $D = \mu_2(S^0)$, respectivement,

$$\begin{aligned} \Gamma_1 &= \{(D, S^0) : S^0 = \lambda_1(D)\}, \\ \Gamma_2 &= \{(D, S^0) : S^0 = \lambda_2(D)\}. \end{aligned} \quad (3.58)$$

D'après le Tableau 3.6, la courbe Γ_1 est la frontière pour laquelle E_1 existe (la courbe en noir sur la Fig. 3.7), la courbe Γ_2 est la frontière pour laquelle E_2 existe (la courbe en bleu sur la Fig. 3.7).

Rappelons que S_1 est défini comme la solution de $F_1(S, D) = L_1(S, S^0)$. Par conséquent, S_1 dépend des paramètres opératoires D et S^0 . On le note par $S_1(D, S^0)$. On définit les ensembles

$$\begin{aligned} \Gamma_1^c &= \{(D, S^0) : S_1(D, S^0) = \lambda_2(D)\}, \\ \Gamma_2^c &= \{(D, S^0) : \lambda_1(D) = \lambda_2(D)\}, \end{aligned} \quad (3.59)$$

qui sont des courbes dans le cas générique. Si les courbes Γ_i , $i = 1, 2$, se coupent en un point (D_*, S_*^0) du plan, alors les courbes Γ_i^c se coupent au même point.

Les courbes Γ_1^c et Γ_2^c sont les frontières pour lesquelles E_1 et E_2 sont instables et en même temps \bar{E}_c existe (les courbes en rouge et en vert sur la Fig. 3.7, respectivement).

Par conséquent, les courbes Γ_1 , Γ_2 , Γ_1^c et Γ_2^c séparent le plan opératoire (D, S^0) en six régions distinctes, comme illustré sur la Fig. 3.7 ci-dessous, étiquetées \mathcal{J}_1 , \mathcal{J}_2 , \mathcal{J}_3 , \mathcal{J}_4 , \mathcal{J}_5 et \mathcal{J}_6 .

Pour tracer le diagramme opératoire, on doit choisir les fonctions μ_i , $i = 1, 2$, et fixer les valeurs des paramètres biologiques. A cet effet, nous considérons le modèle général (3.57) avec des fonctions de croissance μ_i , $i = 1, 2$, de Monod

$$\mu_1(S, p) = \frac{m_1 S}{(a_1 + S) \left(1 + \frac{p}{K}\right)}, \quad \mu_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S}. \quad (3.60)$$

On peut facilement vérifier que les fonctions μ_i , $i = 1, 2$, satisfont les hypothèses **H1** à **H3**.

Les expressions des fonctions F_1 et L_1 définies par (3.12) et (3.11), respectivement, peuvent être calculées explicitement :

$$F_1(S, D) = \frac{K_1[(m_1 - D)S - a_1D]}{D(a_1 + S)} \quad \text{et} \quad L_1(S, S^0) = \alpha_1(S^0 - S). \quad (3.61)$$

D'autre part, la solution $S_1(D, S^0)$ de l'équation $F_1(S_1, D) = L_1(S_1, S^0)$ est simplement la solution positive de l'équation quadratique :

$$K_1[(m_1 - D)S_1 - a_1D] = \alpha_1D(S^0 - S_1)(a_1 + S_1). \quad (3.62)$$

Pour les simulations numériques, nous allons utiliser les valeurs nominales du Tableau 3.7 données dans [7].

Paramètres	m_1	m_2	a_1	a_2	K_1	α_1
Unités	h^{-1}	h^{-1}	gl^{-1}	gl^{-1}	gl^{-1}	
Valeurs	1.0	2.0	0.01	0.04	0.01	0.1

TABLE 3.7 – Les valeurs des paramètres utilisées pour (3.57).

Nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan (D, S^0) pour ces valeurs. Dans ce cas, les courbes Γ_1 et Γ_2 du diagramme opératoire, données par (3.58) sont les frontières pour lesquelles E_1 et E_2 existent, respectivement. A côté de ces courbes, nous traçons aussi sur le diagramme opératoire de la Fig. 3.7, les courbes Γ_1^c et Γ_2^c . D'après le Lemme 3.3.1, ces courbes séparent les régions d'existence de E_1 et E_2 en trois sous-régions étiquetées $\mathcal{J}_2 \cup \mathcal{J}_3$, $\mathcal{J}_4 \cup \mathcal{J}_5$ et \mathcal{J}_6 , de sorte que E_1 soit LES dans $\mathcal{J}_4 \cup \mathcal{J}_5$, et telles que E_2 soit LES dans $\mathcal{J}_2 \cup \mathcal{J}_3$. D'autre part, l'équilibre strictement positive E_c est toujours LES dans sa région d'existence \mathcal{J}_6 , et l'équilibre E_0 est LES dans \mathcal{J}_1 . Le diagramme opératoire est illustré à la Fig. 3.7. D'après le Tableau 3.8, on déduit le résultat suivant :

Proposition 3.3.4 *Le Tableau 3.8 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_1 , E_2 et E_c dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.7.*

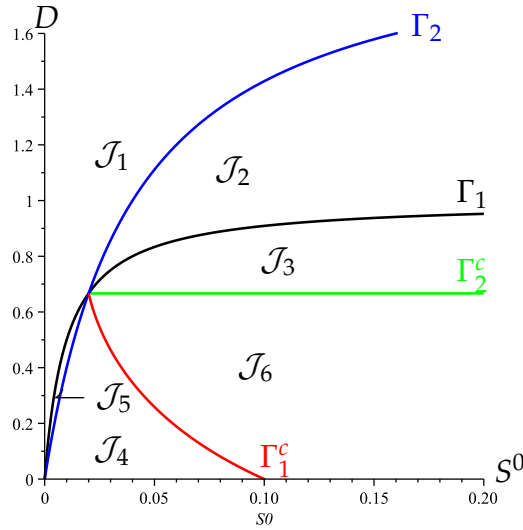


FIGURE 3.7 – Diagramme opératoire du système (3.30).

Regions	E_0	E_1	E_2	E_c
\mathcal{J}_1	S			
\mathcal{J}_2	I		S	
\mathcal{J}_3	I	I	S	
\mathcal{J}_4	I	S	I	
\mathcal{J}_5	I	S		
\mathcal{J}_6	I	I	I	S

TABLE 3.8 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 3.4.

3.4 Une seule espèce produit une toxine qui inhibe l'autre

On s'intéresse, dans cette partie, à l'étude du modèle (3.1) dans le cas $\alpha_2 = 0$ et où la fonction μ_1 ne dépend que de S . Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - \mu_1(S) \frac{x}{\gamma_1} - \mu_2(S, p) \frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= [\mu_1(S) - D]x \\ y' &= [\mu_2(S, p) - D]y \\ p' &= \alpha_1 \mu_1(S)x - Dp. \end{cases} \quad (3.63)$$

Ce modèle a été étudié par Hsu et Waltman [23] dans le cas où les fonctions de croissance μ_i , $i = 1, 2$, sont de la forme

$$\mu_1(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S}, \quad \mu_2(S, p) = \frac{m_2 S}{a_2 + S} e^{-Kp} \quad (3.64)$$

où m_i , a_i , $i = 1, 2$ et K sont des paramètres constants positifs.

Dans ce qui suit, nous supposons que les fonctions de croissance sont plus générales et vérifient les hypothèses suivantes :

(H1) : $\mu_2(0, p) = 0$ et $\mu_2(S, p) > 0$ pour tout $S > 0$ et tout $p \geq 0$.

(H2) : $\frac{\partial \mu_2}{\partial S}(S, p) > 0$ et $\frac{\partial \mu_2}{\partial p}(S, p) < 0$ pour tout $S \geq 0$ et tout $p > 0$.

(H3) : $\mu_1(0) = 0$ et $\mu_1'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Proposition 3.4.1 Pour des valeurs initiales positives, les solutions de (3.63) restent positives et bornées pour tout $t \geq 0$. De plus, l'ensemble compact

$$\Omega = \left\{ (S, x, y, p) \in \mathbb{R}_+^4 : p = \alpha_1 x, \quad S + \frac{x}{\gamma_1} + \frac{y}{\gamma_2} = S^0 \right\}$$

est attracteur positif invariant de toutes les solutions du système (3.63).

Ce résultat est montré en utilisant des arguments similaires à ceux de la Proposition 3.1.1.

Pour étudier l'existence des points d'équilibre du système (3.63), nous définissons les fonctions suivantes

$$f_1(S) = \mu_1(S), \quad f_2(S) = \mu_2(S, 0) \quad \text{et} \quad g_2(p) = \mu_2(+\infty, p).$$

Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, sont strictement croissantes et strictement positives pour tout $S > 0$. Si les équations $f_1(S) = D$ et $f_2(S) = D$ admettent des solutions, elles sont uniques et nous définissons alors les seuils de croissance comme suit :

$$\lambda_1 = f_1^{-1}(D) = \mu_1^{-1}(D) \quad \text{et} \quad \lambda_2 = f_2^{-1}(D). \quad (3.65)$$

Sinon, on pose : $\lambda_1 = +\infty$ et $\lambda_2 = +\infty$. La fonction g_2 est strictement décroissante et strictement positive pour tout $p \geq 0$, et nous avons

$$g_2(0) = \mu_2(+\infty, 0) = f_2(+\infty).$$

Si l'équation $g_2(p) = D$ admet une solution, alors on pose :

$$p_2^* = g_2^{-1}(D). \quad (3.66)$$

Sinon, on pose : $p_2^* = +\infty$.

3.4.1 Existence des équilibres

Nous étudions dans la suite l'existence et l'unicité des points d'équilibre du système (3.63). Nous démontrons le résultat suivant :

Proposition 3.4.2 *Supposons que (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Soit L_1 et F_2 définies par (3.11) et (3.15), respectivement. Les points d'équilibre du système (3.63) sont donnés par*

- L'équilibre de lessivage, $E_0(S^0, 0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- L'équilibre d'extinction de y , $E_1(\lambda_1, x_1, 0, p_1)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$, avec

$$x_1 = \gamma_1(S^0 - \lambda_1), \quad \text{et} \quad p_1 = \alpha_1 \gamma_1(S^0 - \lambda_1).$$

- L'équilibre d'extinction de x , $E_2(\lambda_2, 0, y_2, 0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$, avec

$$y_2 = \gamma_2(S^0 - \lambda_2).$$

- L'équilibre de coexistence, $E_c(\lambda_1, x_c, y_c, p_c)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < \lambda_1 < S^0$ et $F_2(\lambda_1) < L_1(\lambda_1)$, avec

$$x_c = \frac{1}{\alpha_1} F_2(\lambda_1), \quad y_c = \gamma_2 \left[S^0 - \lambda_1 - \frac{1}{\alpha_1 \gamma_1} F_2(\lambda_1) \right] \quad \text{et} \quad p_c = F_2(\lambda_1).$$

Démonstration. Les points d'équilibre du système (3.63) sont solutions des isoclines nulles

$$\begin{cases} (S^0 - S)D = \mu_1(S) \frac{x}{\gamma_1} + \mu_2(S, p) \frac{y}{\gamma_2} \\ x = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_1(S) - D = 0 \\ y = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_2(S, p) - D = 0 \\ \alpha_1 \mu_1(S)x = Dp. \end{cases} \quad (3.67)$$

On peut facilement vérifier l'existence de l'équilibre de lessivage $E_0(S^0, 0, 0, 0)$.

• Si $y = 0$ et $x > 0$, alors de la deuxième équation de (3.67), nous avons $S = \lambda_1$, et de la première équation, nous déduisons qu'alors $x_1 = \gamma_1(S^0 - \lambda_1)$, tandis que la quatrième équation nous donne $p_1 = \alpha_1 \gamma_1(S^0 - \lambda_1)$. C'est l'équilibre d'extinction de y ,

$$E_1(\lambda_1, x_1, 0, p_1)$$

• Si $y > 0$ et $x = 0$, alors de la quatrième équation de (3.67), on obtient $p = 0$, et de la troisième équation, nous déduisons qu'alors $S = \lambda_2$. tandis que la première équation nous donne $y_2 = \gamma_2(S^0 - \lambda_2)$. C'est l'équilibre d'extinction de x ,

$$E_2(\lambda_2, 0, y_2, 0)$$

• Si $x > 0$ et $y > 0$, alors de la deuxième équation de (3.67), nous obtenons

$$S_c = \lambda_1. \quad (3.68)$$

En remplaçant S par λ_1 dans la troisième équation de (3.67), on déduit

$$p_c = F_2(\lambda_1) \quad (3.69)$$

qui est unique par la monotonie de la fonction F_2 . De plus, on peut résoudre la dernière équation de (3.67) pour x pour obtenir

$$x_c = \frac{1}{\alpha_1} F_2(\lambda_1). \quad (3.70)$$

De la première équation (3.67) nous avons

$$y_c = \gamma_2 \left[S^0 - \lambda_1 - \frac{1}{\alpha_1 \gamma_1} F_2(\lambda_1) \right]. \quad (3.71)$$

Par conséquent, un équilibre strictement positif $E_c(S_c, x_c, y_c, p_c)$ du système (3.67), s'il existe, est unique.

Nous étudions maintenant les conditions d'existence de l'équilibre strictement positif E_c .

Nous notons d'abord que

$$\frac{x_c}{\gamma_1} + \frac{y_c}{\gamma_2} = S^0 - \lambda_1 > 0 \iff \lambda_1 < S^0. \quad (3.72)$$

De plus, nous avons $x_c > 0$ si et seulement si $p_c > 0$. Comme la fonction F_2 est strictement croissante, et $F_2(\lambda_2) = 0$, nous avons

$$p_c > 0 \iff F_2(\lambda_1) > 0 \iff F_2(\lambda_1) > F_2(\lambda_2) \iff \lambda_1 > \lambda_2. \quad (3.73)$$

D'autre part, en utilisant (3.71), (3.68) et (3.70) nous avons

$$y_c > 0 \iff \frac{1}{\alpha_1 \gamma_1} F_2(\lambda_1) < S^0 - \lambda_1 \iff F_2(\lambda_1) < L_1(\lambda_1). \quad (3.74)$$

Finalement de (3.72), (3.73) et (3.74) on déduit que l'équilibre strictement positif E_c existe si et seulement si $\lambda_2 < \lambda_1 < S^0$ et $F_2(\lambda_1) < L_1(\lambda_1)$. \square

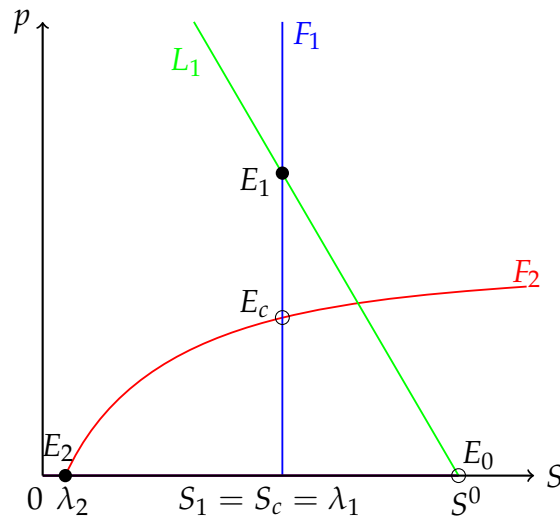


FIGURE 3.8 – Projection des points d'équilibre E_0 , E_1 , E_2 et E_c dans le plan (S, p) et conditions d'existence et de stabilité de ces points.

3.4.2 Stabilité locale des points d'équilibre

Nous étudions dans la suite la stabilité locale des points d'équilibre du système (3.63). En utilisant le changement de variable

$$\Sigma = S^0 - S - x/\gamma_1 - y/\gamma_2$$

dans le système (3.63), on obtient le système en cascade équivalent suivant :

$$\begin{cases} \Sigma' = -D\Sigma \\ x' = \left[\mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2} \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, p \right) - D \right] y \\ p' = \alpha_1 \mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2} \right) x - Dp. \end{cases} \quad (3.75)$$

Maintenant, on fait le changement de variable $\Gamma = p - \alpha_1 x$ dans (3.63). Alors, puisque $\Gamma' = -D\Gamma$, le système (3.75) peut être remplacé par

$$\begin{cases} \Gamma' = -D\Gamma \\ \Sigma' = -D\Sigma \\ x' = \left[\mu_1 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2} \right) - D \right] x \\ y' = \left[\mu_2 \left(S^0 - \Sigma - \frac{x}{\gamma_1} - \frac{y}{\gamma_2}, \Gamma + \alpha_1 x \right) - D \right] y. \end{cases} \quad (3.76)$$

La matrice jacobienne associée à la linéarisation de (3.76) évaluée au point d'équilibre $E^* = (0, 0, x^*, y^*)$, prend la forme triangulaire :

$$J = \begin{bmatrix} -D & 0 & 0 \\ 0 & -D & 0 \\ A & B & M \end{bmatrix}$$

où M est la matrice carrée suivante

$$M = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix}, \quad (3.77)$$

avec

$$\begin{aligned} m_{11} &= \frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S} x^* + \mu_1 (S^0 - x^*/\gamma_1 - y^*/\gamma_2) - D, \\ m_{12} &= \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S} x^*, \quad m_{21} = \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha_1 \frac{\partial \mu_2}{\partial p} \right) y^*, \\ m_{22} &= \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} y^* + \mu_2 (S^0 - x^*/\gamma_1 - y^*/\gamma_2, \alpha_1 x^*) - D. \end{aligned}$$

Par conséquent, les valeurs propres de J sont $-D$, $-D$, ainsi que les valeurs propres de la matrice M . Donc, le point d'équilibre E^* est localement exponentiellement stable (LES) si et seulement si les valeurs propres de M sont à partie réelle strictement négative.

La stabilité locale des équilibres du système (3.76) est donnée par le lemme suivant.

Lemme 3.4.1

- E_0 est LES si et seulement si $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$. Dans ce cas E_1 , E_2 et E_c n'existent pas.
- Si E_1 existe, alors il est LES si et seulement si $L_1(\lambda_1) < F_2(\lambda_1)$.
- Si E_2 existe, alors il est LES si et seulement si $F_2(\lambda_1) > 0$.
- Dès que l'équilibre strictement positif E_c existe, il est instable.

Démonstration.

- À l'équilibre E_0 , la matrice M définie par (3.77) est égale à

$$M_0 = \begin{bmatrix} \mu_1(S^0) - D & 0 \\ 0 & \mu_2(S^0, 0) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_0 sont $\mu_1(S^0) - D$ et $\mu_2(S^0, 0) - D$. Alors, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable si et seulement si $\mu_1(S^0) < D$ et $\mu_2(S^0, 0) < D$, ce qui est équivalent à $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$.

• Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire $\lambda_1 < S^0$. À l'équilibre E_1 , la matrice M définie par (3.77) est égale à

$$M_1 = \begin{bmatrix} \frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_1, 0)x_1 & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_1, 0)x_1 \\ 0 & \mu_2(S^0 - x_1/\gamma_1, \alpha_1 x_1) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_1 sont les éléments diagonaux. Une valeur propre est négative. Alors, l'équilibre E_1 est LES si et seulement si $\mu_2(S^0 - x_1/\gamma_1, \alpha_1 x_1) - D = \mu_2(\lambda_1, p_1) - D < 0$, ce qui est équivalent à $p_1 > F_2(\lambda_1)$, c'est-à-dire, $L_1(\lambda_1) > F_2(\lambda_1)$.

• Supposons que l'équilibre E_2 existe, c'est-à-dire $\lambda_2 < S^0$. À l'équilibre E_2 , la matrice M définie par (3.77) est égale à

$$M_2 = \begin{bmatrix} \mu_1(S^0 - y_2/\gamma_2) - D & 0 \\ \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(0, y_2) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(0, y_2) \right) y_2 & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(0, y_2)y_2 \end{bmatrix}.$$

Donc à nouveau les valeurs propres de M_2 ne sont que les éléments diagonaux. Une valeur propre est négative. Alors, l'équilibre E_2 est LES si et seulement si $\mu_1(S^0 - y_2/\gamma_2) - D = \mu_1(\lambda_2) - D < 0$, ce qui est équivalent à $\lambda_2 < \lambda_1$.

• À l'équilibre positif E_c , la matrice M définie par (3.77) prend la forme :

$$M_c = \begin{bmatrix} \frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c)x_c & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c)x_c \\ \left(\frac{-1}{\gamma_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c) + \alpha_1 \frac{\partial \mu_2}{\partial p}(x_c, y_c) \right) y_c & \frac{-1}{\gamma_2} \frac{\partial \mu_2}{\partial S}(x_c, y_c)y_c \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det(M_c) = \frac{\alpha_1}{\gamma_2} \left[\frac{\partial \mu_2}{\partial p}(x_c, y_c) \frac{\partial \mu_1}{\partial S}(x_c, y_c) \right] x_c y_c < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de M_c sont réelles et de signes opposés. Par suite, dès que l'équilibre E_c existe, il est instable. \square

De la Proposition 3.4.2 et du Lemme 3.4.1, on peut facilement déduire le résultat suivant.

Proposition 3.4.3 *L'équilibre strictement positif E_c existe et est instable si et seulement si les équilibres E_1 et E_2 existent et sont LES (voir Fig.3.8).*

Le Tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité locale des équilibres de (3.63) :

Équilibres	Existence	L.E.S
E_0	Toujours	$\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$
E_1	$\lambda_1 < S^0$	$F_2(\lambda_1) < L_1(\lambda_1)$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$F_2(\lambda_1) > 0$
E_c	$\lambda_1 < S^0$ et $0 < F_2(\lambda_1) < L_1(\lambda_1)$	Instable lorsqu'il existe

TABLE 3.9 – Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.63).

Dans cette partie nous exposons quelques notions mathématiques que nous avons utilisés dans cette thèse.

A.1 Systèmes dynamiques

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. On suppose que l'état d'un système, à un instant donné, peut être représenté par un élément x d'un espace d'état D qui est un ouvert de \mathbb{R}^n . L'évolution du système peut être décrite par un système différentiel sur D qu'on écrira

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

où $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction continue.

Définition A.1 Soit x une fonction d'une partie de \mathbb{R} dans \mathbb{R}^n .

1. La fonction x est dite solution de (A.1) sur un intervalle $I \subset \mathbb{R}$ dans D si elle est définie et continûment dérivable sur I , et si x satisfait (A.1).
2. Le sous-ensemble $\{x(t) : t \in I\}$ de D est appelé l'orbite (ou la trajectoire) de la solution x .
3. Soit $a \in D$. Résoudre le problème de Cauchy associé au système (A.1) consiste en la détermination des solutions du système (A.1) satisfaisant la condition initiale

$$x(0) = a.$$

Théorème A.1 (Existence et unicité) Il existe $\delta > 0$ et une unique solution du problème de Cauchy $x' = f(x)$, $x(0) = a$, définie sur $] -\delta, \delta[$.

La solution locale dont l'existence est garantie par ce théorème est définie en fait sur un intervalle maximal $I(a) =]t_{\min}(a), t_{\max}(a)[$, dépendant du point initial $a \in D$. On note par $x(\cdot, a)$ cette solution maximale.

A.2 Orbites et ensembles invariants.

Définition A.2 L'orbite (ou la trajectoire) d'un point $a \in D$ est l'ensemble

$$\gamma(a) = \{x(t, a) : t \in I(a)\} \subset D$$

où $x(\cdot, a)$ est l'unique solution du problème de Cauchy.

Parmi les solutions d'un système différentiel on distingue les points d'équilibre (ou états stationnaires) qui jouent un rôle important dans la description des propriétés du système.

Définition A.3 Un point x^* est un dit point d'équilibre du système (A.1), si $f(x^*) = 0$, ou bien de manière équivalente, si la fonction $x(t) = x^*$ est une solution de (A.1).

Définition A.4 Un point x_0 est dit périodique, s'il existe $T > 0$ tel que $x(T, x_0) = x_0$ et $x(t, x_0) \neq x_0$ pour tout $t \in]0, T[$.

Si le système possède un point périodique x_0 de période T , alors la solution correspondante $x(\cdot, x_0)$ est T -périodique.

Définition A.5 Un sous-ensemble S de D est dit invariant par le système (A.1) si pour tout $x_0 \in S$ et tout $t \in \mathbb{R}$ on a $x(t, x_0) \in S$. Si S vérifie la propriété $x(t, x_0) \in S$ pour tout $x_0 \in S$ et tout $t > 0$ alors on dit que S est positivement invariant.

Si S est invariant et $x \in S$ alors l'orbite $\gamma(x)$ est incluse dans S . Par conséquent un ensemble invariant est une réunion d'orbites.

A.3 Ensembles limites.

Définition A.6 Un point y de D est dans l'ensemble ω -limite de $a \in D$, noté $\omega(a)$, s'il existe une suite $t_k \rightarrow +\infty$ telle que $x(t_k, a) \rightarrow y$ lorsque $k \rightarrow +\infty$. Un point y est dans l'ensemble α -limite de a , noté $\alpha(a)$, s'il existe une suite $t_k \rightarrow -\infty$ telle que $x(t_k, a) \rightarrow y$ lorsque $k \rightarrow +\infty$.

Si a est un point d'équilibre ou bien un point périodique alors $\omega(a) = \alpha(a) = \gamma(a)$. Si a et b sont dans la même orbite alors $\omega(a) = \omega(b)$ et $\alpha(a) = \alpha(b)$, de sorte que l'on définit les ensembles limites d'une orbite comme étant les ensembles limites de l'un de ses points.

Proposition A.3.1 Un ensemble limite est fermé et invariant. Si une orbite est positivement bornée alors son ensemble ω -limite est non vide, compact et connexe.

A.4 Comportement asymptotique dans le plan.

Théorème A.2 (Poincaré-Bendixson) Si une orbite γ d'un système d'équations différentielles du plan est positivement bornée et que $\omega(\gamma)$ ne contient pas de points d'équilibre alors $\omega(\gamma)$ est une orbite périodique.

Le théorème suivant fournit un critère qui nous permet de s'assurer qu'un système différentiel du plan n'a pas d'orbite périodique.

Théorème A.3 (Critère de Dulac-Bendixson) Considérons le système $x' = f(x)$ dans le

plan. Si $\text{div} f = \partial f_1 / \partial x_1 + \partial f_2 / \partial x_2$ est de signe constant et non identiquement nulle dans une région simplement connexe Ω du plan alors Ω ne contient pas d'orbite périodique.

A.5 Notion de stabilité des équilibres.

Soit $x^* \in D$ un point d'équilibre du système (A.1).

Définition A.7

1. On dit que x^* est un point d'équilibre stable pour (A.1) si pour tout $\epsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que pour toute condition initiale x_0 on ait :

$$\|x_0 - x^*\| < \delta \implies \|x(t, x_0) - x^*\| < \epsilon, \quad \forall t > 0.$$

2. Le point d'équilibre x^* est dit attractif s'il existe $\eta > 0$ et un voisinage $B \subset D$ de x^* tels que pour toute condition initiale $x_0 \in B$ on ait :

$$\|x_0 - x^*\| < \eta \implies \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t, x_0) = x^*.$$

3. L'ensemble $B = \{x_0 \in D : \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t, x_0) = x^*\}$ est appelé le bassin d'attraction de x^* .
4. Si les solutions tendent vers l'équilibre x^* quand t tend vers $-\infty$ on dit que l'équilibre est répulsif.
5. Le point x^* est dit globalement attractif si $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t, x_0) = x^*$ pour toute condition initiale $x_0 \in D$.

Définition A.8 (Équilibre asymptotiquement stable)

1. x^* est un point asymptotiquement stable pour le système (A.1) s'il est stable et attractif.
2. x^* est un point globalement asymptotiquement stable (GAS) s'il est à la fois stable, attractif et son bassin d'attraction est D tout entier.

A.6 Linéarisation.

Soit $x^* \in D$ un point d'équilibre du système (A.1). Le système linéaire

$$x' = Ax, \quad \text{avec} \quad A = \frac{\partial f}{\partial x}(x^*)$$

est dit la linéarisation de (A.1) autour du point d'équilibre x^* , où A est la matrice Jacobienne.

Définition A.9 L'équilibre x^* est dit hyperbolique si toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne A sont de partie réelle non nulle.

Définition A.10 L'équilibre x^* est appelé un puits (resp. une source) si toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne A sont de partie réelle strictement négative (resp. positive). Un point d'équilibre hyperbolique qui n'est ni un puits, ni une source est appelé un point selle.

Théorème A.4 *Si toutes les valeurs propres de la matrice jacobienne A sont de partie réelle strictement négative, alors x^* est un point d'équilibre localement asymptotiquement stable pour le système (A.1). En revanche, si A admet au moins une valeur propre de partie réelle strictement positive, alors x^* est instable pour (A.1). Si toutes les valeurs propres de la matrice jacobienne A sont de partie réelle strictement positive, alors x^* est répulsif (et donc instable).*

A.7 Critère de Routh-Hurwitz.

Le critère de Routh-Hurwitz donne les conditions nécessaires et suffisantes pour que les racines d'un polynôme de degré $n \geq 3$ soient à partie réelle négative.

Supposons que le système (A.1) soit linéarisé et $x' = Ax$ est sa linéarisation autour d'un point d'équilibre x^* . Les valeurs propres de A sont les racines de son polynôme caractéristique :

$$P(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + a_2\lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n.$$

Ainsi, on a le critère de Routh-Hurwitz suivant : Toutes les racines de l'équation :

$$P(\lambda) = 0$$

ont des parties réelles négatives si et seulement si les inégalités suivantes sont satisfaites

$$a_1 > 0, \quad \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix} > 0, \dots, \quad \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \dots & 0 \\ 1 & a_2 & a_4 & \dots & 0 \\ 0 & & a_3 & & \cdot \\ \cdot & & & \cdot & \cdot \\ \cdot & & & & \cdot \\ 0 & & & & a_n \end{vmatrix} > 0.$$

Par exemple, pour $n = 3$ les conditions de Routh-Hurwitz sont définies de la manière suivante :

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1a_2 - a_3 > 0.$$

A.8 Systèmes asymptotiquement autonomes.

Considérons un système différentiel non autonome dont le second membre dépend aussi de la variable t :

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x) \tag{A.2}$$

où $f : [a, +\infty[\times D \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction continue, a un nombre réel et D est une partie de \mathbb{R}^n . Une fonction x est dite solution de (A.2) sur un intervalle $I \subset [a, +\infty[$ dans D si elle est définie et continûment dérivable sur I , et si x satisfait la relation (A.2) sur I . Si la fonction f admet des dérivées partielles continues par rapport aux variables $x_i, i = 1 \dots n$, alors pour toute valeur initiale x_0 à l'instant initial t_0 (ou

encore, de condition initiale (t_0, x_0) , le problème (A.2) admet une unique solution x vérifiant $x(t_0) = x_0$ que l'on note $x(\cdot, t_0, x_0)$. Si cette solution est positivement bornée, on définit son ensemble ω -limite comme suit.

Définition A.11 *Un point y est dans l'ensemble ω -limite $\omega(t_0, x_0)$ s'il existe une suite $t_k \rightarrow +\infty$ telle que $x(t_k, t_0, x_0) \rightarrow y$ lorsque $k \rightarrow +\infty$.*

Considérons l'équation différentielle ordinaire suivante :

$$\frac{dx}{dt} = g(x), \quad x \in D \quad (\text{A.3})$$

Définition A.12 *Le système différentiel (A.2) est dit asymptotiquement autonome et a pour système limite (A.3), si $f(t, x)$ converge vers $g(x)$, lorsque $t \rightarrow +\infty$, uniformément sur toute partie compacte de D .*

Définition A.13 *On appelle polycycle d'un système différentiel un ensemble fini d'équilibres E_1, \dots, E_k , et d'orbites $\gamma_1, \dots, \gamma_k$ telles que :*

$$\omega(\gamma_k) = E_1 = \alpha(\gamma_1) \quad \text{et} \quad \omega(\gamma_i) = E_{i+1} = \alpha(\gamma_{i+1}), \quad i = 1, \dots, k-1.$$

Théorème A.5 (Thieme) *Si les points d'équilibres de (A.3) sont isolés, si toute les solutions de (A.3) converge vers l'un de ces points d'équilibres, et si (A.3) n'admet pas de polycycle, alors toutes les solutions de (A.2) converge aussi vers un point d'équilibre de (A.3).*

BIBLIOGRAPHIE

- [1] N. Abdellatif, R. Fekih-Salem and T. Sari, *Competition for a single resource and coexistence of several species in the chemostat*, *Mathematical Biosciences and Engineering*, 13 (2016), pp. 631-652.
- [2] S. Ai, *Periodic solutions in a model of competition between plasmid-bearing and plasmid-free organisms in a chemostat with an inhibitor*, *Journal of Mathematical Biology*, 42 (2001), pp. 71-94.
- [3] J. Arino, *Modélisation structurée de la croissance du phytoplancton en chemostat*, PhD thesis, Université Joseph Fourier, Grenoble I, 2001.
- [4] J. P. Braselton and P. Waltman, *A competition model with dynamically allocated inhibitor production*, *Mathematical Biosciences*, 173 (2001), pp. 55-84.
- [5] G. J. Butler and G. S. K. Wolkowicz, *A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutrient uptake*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 45 (1985), pp. 138-151.
- [6] Z. Chen, S. B. Hsu and Y. T. Yang, *The Morbidostat : A Bio-reactor That Promotes Selection for Drug Resistance in Bacteria*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 77 (2017), pp. 470-499.
- [7] M.J. De Freitas, A.G. Fredrickson, *Inhibition as a factor in the maintenance of the diversity of microbial ecosystems*, *Journal of General Microbiology*, 106 (1978), pp. 307-320.
- [8] M. Dellal, M. Lakrib and T. Sari, *The operating diagram of a model of two competitors in a chemostat with an external inhibitor*, *Mathematical Biosciences*, 302 (2018), pp. 27-45.
- [9] R. Fekih-Salem, C. Lobry and T. Sari, *A density-dependent model of competition for one resource in the chemostat*, *Mathematical Biosciences*, 286 (2017), pp. 104-122.
- [10] H. Fgaier, M. Kalmokoff, T. Ells and H.J. Eberl, *An allelopathy based model for the Listeria overgrowth phenomenon*, *Mathematical Biosciences*, 247 (2014), pp. 13-26.
- [11] H. I. Freedman and P. Waltman, *Persistence in models of three predator-prey populations*, *Mathematical Biosciences*, 68 (1984), pp. 213-231.
- [12] M. El Hajji and A. Rapaport, *Practical coexistence of two species in the chemostat : A slow-fast characterization*, *Mathematical Biosciences*, 218 (2009), pp. 33-39.

-
- [13] S.R. Hansen and S.P. Hubbell, *Single-nutrient microbial competition : qualitative agreement between experimental and theoretically forecast outcomes*, *Science*, 207 (1980), pp. 1491-1493.
- [14] G. Hardin, *The competitive exclusion principle*, *Science*, 131 (1960), pp. 1292-1297.
- [15] J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari, *The chemostat : Mathematical Theory of Microorganism Cultures.*, Wiley-ISTE, 2017.
- [16] P. A. Hoskisson and G. Hobbs, *Continuous culture - making a comeback ?*, *Microbiology*, 151 (2005), pp. 3153-3159.
- [17] S. B. Hsu, *Limiting behaviour for competing species*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 34 (1978), pp. 760-763.
- [18] S. B. Hsu, S. P. Hubbell and P. Waltman, *A mathematical model for single nutrient competition in continuous cultures of micro-organisms*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 32 (1977), pp. 366-383.
- [19] S. B. Hsu, Y.S. Li and P. Waltman, *Competition in the Presence of a Lethal External Inhibitor*, *Mathematical Biosciences*, 177 (2000), pp. 177-199.
- [20] S. B. Hsu, T. K. Luo, P. Waltman, *Competition between plasmid-bearing and plasmid-free organisms in a chemostat with an inhibitor*, *Journal of Mathematical Biology*, 34 (1995), pp. 225-238.
- [21] S. B. Hsu and P. Waltman, *Analysis of a model of two competitors in a chemostat with an external inhibitor*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 52 (1992), pp. 528-540.
- [22] S. B. Hsu and P. Waltman, *Competition in the chemostat when one competitor produces a toxin*, *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics*, 15 (1998), pp. 471-490.
- [23] S. B. Hsu and P. Waltman, *A survey of mathematical models of competition with an inhibitor*, *Mathematical Biosciences*, 187 (2004), pp. 53-91.
- [24] P. De Leenheer, B. Li and H. L. Smith, *Competition in the chemostat : Some remarks*, *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 11 (2003), 229-248.
- [25] R. E. Lenski and S. Hattingh, *Coexistence of two competitors on one resource and one inhibitor : a chemostat model based on bacteria and antibiotics*, *Journal of Theoretical Biology*, 122 (1986), pp. 83-93.
- [26] B. R. Levin, *Frequency-dependent selection in bacterial populations*, *Phil. Trans. R. Soc. London*, 319 (1988), pp. 459-472.
- [27] B. Li, *Global asymptotic behavior of the chemostat : general response functions and different removal rates*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 59 (1998), pp. 411-422.
- [28] J. Monod, *La technique de culture continue. Théorie et applications*, *Annales de l'Institut Pasteur*, 79 (1950), pp. 390-410.
- [29] J. Monod, *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes*, Hermann, Paris, 1958.
- [30] S. Pavlou, *Computing operating diagrams of bioreactors*, *Journal of Biotechnology*, 71 (1999), pp. 7-16.

-
- [31] T. Sari, *Competitive Exclusion for Chemostat Equations with Variable Yields*, *Acta Applicandae Mathematicae*, 123 (2013), pp. 201-219.
- [32] T. Sari and J. Harmand, *A model of a syntrophic relationship between two microbial species in a chemostat including maintenance*, *Mathematical Biosciences*, 275 (2016), pp. 1-9.
- [33] T. Sari and F. Mazenc, *Global dynamics of the chemostat with different removal rates and variable yields*, *Mathematical Biosciences and Engineering*, 8 (2011), pp. 827-840.
- [34] T. Sari and M. J. Wade, *Generalised approach to modelling a three-tiered microbial food-web*, *Mathematical Biosciences*, 291 (2017), pp. 21-37.
- [35] H. L. Smith and P. Waltman, *The theory of the chemostat : Dynamics of microbial competition*, Cambridge University Press, 1995.
- [36] H. R. Thieme, *Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations*, *Journal of Mathematical Biology*, 30 (1992), pp. 755-763.
- [37] D. V. Vayenas and S. Pavlou, *Chaotic dynamics of a microbial system of coupled food chains*, *Ecological Modelling*, 136 (2001), pp. 285-295.
- [38] M. J. Wade, J. Harmand, B. Benyahia, T. Bouchez, S. Chaillou, B. Cloez, J. Godon, B. Moussa Boudjemaa, A. Rapaport, T. Sari, R. Arditi and C. Lobry, *Perspectives in mathematical modelling for microbial ecology*, *Ecological Modelling* 321 (2016), pp. 64-74.
- [39] M. J. Wade, R.W. Pattinson, N.G. Parker and J. Dolfing, *Emergent behaviour in a chlorophenol-mineralising three-tiered microbial 'food web'*, *Journal of Theoretical Biology*, 389 (2016), pp. 171-186.
- [40] M. Weeder mann, *Analysis of a model for the effects of an external toxin on anaerobic digestion*, *Mathematical Biosciences and Engineering*, 9 (2012), pp. 445-459.
- [41] M. Weeder mann, G. Seo and G.S.K. Wolkowicz, *Mathematical model of anaerobic digestion in a chemostat : effects of syntrophy and inhibition*, *Journal of Biological Dynamics*, 7 (2013), pp. 59-85.
- [42] M. Weeder mann, G.S.K. Wolkowicz and J. Sasara, *Optimal biogas production in a model for anaerobic digestion*, *Nonlinear Dynamics*, 81 (2015), pp. 1097-1112.
- [43] G. S. K. Wolkowicz and Z. Lu, *Global dynamics of a mathematical model of competition in the chemostat : general response functions and differential death rates*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 52 (1992), pp. 222-233.

Résumé

Cette thèse s'attache à l'étude de modèles de compétition et de coexistence de deux espèces microbiennes sur un seul nutriment dans un chémostat en présence d'un inhibiteur. Nous distinguons deux types de sources d'inhibition, soit directement introduites dans le système (le problème de l'inhibiteur externe), soit générées par les concurrents sous forme de toxines (le problème de l'inhibiteur interne). En utilisant les fonctions de croissance générales, nous donnons une analyse complète de l'existence et de la stabilité locale, mais également globale de tous les équilibres. Notre contribution principale est la détermination du diagramme opératoire et la description des différentes régions définies par lui. Ce diagramme de bifurcation qui détermine l'effet des paramètres opératoires, qui sont contrôlés par l'opérateur et qui correspondent au taux de dilution et les concentrations d'entrée, est très utile pour comprendre les modèles du point de vue mathématique et biologique, et est souvent construit dans la littérature.

Abstract

This thesis deals with the study of competition models of two microbial species on a single nutrient in a chemostat in presence of an inhibitor. We distinguish two types of sources, either input directly into the system (the external inhibitor problem) or generated by the competitors in the form of toxins (the internal inhibitor problem). Using general monotonic growth functions, we give a complete analysis of existence, local and global stability of all steady states. Our main contribution is the determination of the operating diagram and the description of its various regions. This bifurcation diagram which determines the effect of the operating parameters, that are controlled by the operator and which are the dilution rate and the input concentrations, is very useful to understand the models from both the mathematical and biological points of view, and is often constructed in literature.

PUBLICATIONS PERSONNELLES

- M. Dellal, M. Lakrib and T. Sari, The operating diagram of a model of two competitors in a chemostat with an external inhibitor. *Mathematical Biosciences*, 302 (2018), pp. 27-45.

ACTES DE COLLOQUES

- M. Dellal, M. Lakrib and T. Sari, La compétition dans le chémostat avec inhibiteur externe. Poster. Séminaire TREASURE. Montpellier, Octobre 2015.
- M. Dellal, M. Lakrib and T. Sari, Compétition de deux espèces microbiennes dans un chémostat en présence d'un inhibiteur interne. Séminaire TREASURE. Tunisie, Janvier 2017.
- M. Dellal, La compétition dans le chémostat avec inhibiteur interne. Poster. La 9ème édition du colloque Tendances dans les Applications Mathématiques (TAM-TAM) Tlemcen, Février 2019.
