



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE ABOU-BEKR BELKAID – TLEMCCEN

THÈSE LMD

Présentée à :

FACULTE DES SCIENCES – DEPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

Pour l'obtention du diplôme de :

DOCTORAT

Spécialité: *Equations différentielles ordinaires*

Par :

Mr HAMRA Mohammed Amine

Sur le thème

Contribution à l'étude mathématique de modèles d'interactions biologiques : Cas d'un chemostat avec recyclage

Soutenue publiquement le 06-12-2017 à Tlemcen devant le jury composé de :

<i>Mr M. Yebdri</i>	<i>Professeur</i>	<i>Université de Tlemcen</i>	<i>Président</i>
<i>Mr K. Yadi</i>	<i>Professeur</i>	<i>Université de Tlemcen</i>	<i>Directeur de thèse</i>
<i>Mr B. Benyahia</i>	<i>Maître de Conférences A</i>	<i>Université de Tlemcen</i>	<i>Examineur</i>
<i>Mr M. Lakrib</i>	<i>Professeur</i>	<i>Université de S.B. Abbes</i>	<i>Examineur</i>
<i>Mr M. Benbachir</i>	<i>Professeur</i>	<i>Université de K. Miliana</i>	<i>Examineur</i>

*Laboratoire de Systèmes Dynamiques et Applications (SDA)
BP 119, 13000 Tlemcen - Algérie*

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

« قَالُوا سُبْحَانَكَ لَا عِلْمَ لَنَا

إِلَّا مَا عَلَّمْتَنَا إِنَّكَ أَنْتَ

الْعَلِيمُ الْحَكِيمُ »

صدق الله العظيم

سورة البقرة الآية ﴿32﴾

Remerciement

Gloire à Dieu qui m'a mis sur le chemin du savoir dans lequel je m'engage avec modestie.

Je tiens pour tout cela à exprimer ma profonde gratitude à M. Karim YADI mon directeur de thèse, Professeur à l' Université de Tlemcen. Il a eu la lourde tâche de diriger ma thèse. Je le remercie vivement pour tous ses encouragements. Je lui suis en particulier reconnaissant pour la confiance et le soutien qu'il m'a toujours accordés depuis ma Licence.

Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à M. Mustapha YEBDRI, Professeur à l'Université de Tlemcen et Chef du Laboratoire de Systèmes Dynamiques et Applications, de bien avoir voulu accepter la présidence de ce jury de thèse.

J'adresse, également, tous mes remerciements à M. Boumediene BENYAHIA, Professeur à l'Université de Tlemcen, pour avoir accepté de participer au jury de cette thèse.

Que soit particulièrement remercié M. Mustapha LAKRIB, Professeur à l'Université de Sidi Bel Abbès, pour avoir accepté de participer au jury de cette thèse.

Je remercie vivement M. Maâmar BENBACHIR, Professeur à l'Université de Khemis Miliana, de son intérêt pour mon travail en acceptant de participer à ce jury.

Je tiens à remercier spécialement M. Benmiloud MEBKHOUT, le chef de département de mathématiques de l'université de Tlemcen pour son soutien tout au long de mon cursus universitaire.

Je tiens à remercier M. Adel, Ingénieur de Recherche à Sonatrach, qui m'a donné des idées très importantes, surtout dans le côté pratique. Merci beaucoup pour toutes les heures destinées à l'échange d'informations.

Je tiens aussi à remercier mon ami Soufiane CHOUIKHI qui m'a aidé pour la rédaction de cette thèse, tant au niveau linguistique qu'au niveau du partage des idées.

J'en profite pour exprimer mes remerciements aux collègues qui ont contribué par leur amitié à l'élaboration de cette thèse : Charif Fayçal (un remerciement très spécial), Ahmed Ben Fedal, Hocine Bellatrach, Yassine Bousalah, Meriem Hellal, Hafida Harraga, ...

Dédicace

*Je dédie ce travail à mes parents et toute ma famille
Asma, Hasna, Ritaj, Hosni, Khaled. Je leur serai
éternellement reconnaissant pour leur soutien et leur
amour.*

Table des matières

I	Modélisation du chemostat avec recyclage et analyse mathématique du modèle en différents modes	3
1	Revue des connaissances	5
1.1	Description et principe de fonctionnement d'un chemostat avec recyclage	6
1.2	Principe de nutrition et développements bactériens	7
1.3	Modélisation d'un chemostat avec recyclage	7
2	Analyse d'identifiabilité et étude du modèle en mode fermé	13
2.1	Analyse d'identifiabilité du modèle chemostat	13
2.2	Analyse asymptotique du modèle en mode fermé	17
3	Étude asymptotique du modèle en mode continu	29
3.1	Positivité, dissipativité et persistance	30
3.2	Stabilité de l'équilibre pour le modèle avec une seule espèce	35
3.3	Stabilité du système avec n -espèces de micro-organismes	38
3.3.1	Cas des taux de prélèvement identiques	38
3.3.2	Cas des taux de mortalité distincts	43
3.4	Relation avec un problème ouvert d'exclusion compétitive	44

II	Perturbations dans le modèle avec recyclage	51
4	Un système chemostat singulièrement perturbé	53
4.1	Systèmes lents-rapides	54
4.2	Réduction d'un modèle chemostat singulièrement perturbé	57
4.3	Le modèle chemostat dans le cas d'un taux de dilution élevé	65
4.4	ILDm du modèle chemostat avec recyclage	67
4.4.1	Principe de la méthode ILDM	68
4.4.2	Application à un modèle de chemostat avec recyclage	69
4.4.3	ILDm pour les systèmes lents-rapides	70
5	Compétition entre des espèces d'algues et une bactérie dans un procédé à boues activées	79
5.1	Résultats théoriques	80
5.2	Application	85
A	Outils mathématiques	89
A.1	Propriétés asymptotiques des équations différentielles autonomes	89
A.2	Stabilité des équilibres d'équations différentielles autonomes	91
A.3	Système dynamique planaire	92
A.4	Quelques notions d'écologie théorique	93
A.5	Quelques lemmes utiles dans l'étude de stabilité	93
A.6	Fonction \mathcal{W} de Lambert	94
A.7	Théorème des fonctions implicites	95
A.8	Décomposition de Schur	95
	Bibliographie	97

Introduction

Ce travail de thèse est consacré à la modélisation et à l'analyse mathématique d'un système chemostat aérobie avec recyclage. Le chemostat avec recyclage de boues activées est le système qui permet une meilleure dégradation des polluants grâce à l'action de micro-organismes (bactéries). Nous choisissons un modèle simple qui nous permettra de relier nos travaux aux modèles de chemostat étudiés par exemple par Paul Waltman et Hal L. Smith [40], Sze-Bi Hsu [22]. . . De plus, nous nous intéressons à l'analyse mathématique d'un modèle généralisé tout en prenant des taux de croissance monotones et des taux de mortalité différents. L'élimination biologique de la pollution s'effectue dans un milieu hétérotrophe¹ et aérobie ; l'activité des bactéries est caractérisée par la quantité d'oxygène dissout consommée, et par conséquent il est intéressant d'étudier l'évolution d'oxygène dissout en fonction du temps.

On peut diviser le travail en deux parties :

Première partie : Analyse mathématique du modèle chemostat avec recyclage pour des cultures en différents modes. Dans le premier chapitre nous commençons par présenter le modèle. Le deuxième chapitre s'intéresse principalement à la validation du modèle, ensuite à son analyse asymptotique, plus particulièrement la dissipativité (autrement dit, il existe un compact dans lequel toutes les solutions du modèle convergent) et à la stabilité asymptotique. Dans un premier temps nous étudions le modèle dans une culture fermée : après avoir énoncé un ensemble de propositions, nous arrivons à montrer que dans un système fermé la matière organique est quasi-dégradée. Pour le troisième chapitre, en cas de culture continue, l'analyse mathématique du modèle en question, montre l'existence d'un équilibre strictement positif unique. Dans le cas d'un seul type de microorganisme l'unique équilibre est globalement asymptotiquement stable. Dans le cas de n -espèces de micro-organismes, grâce à la théorie des systèmes dynamiques dissipatifs et puisque le système est uniformément persistant nous montrons l'existence

1. Un environnement dans lequel les bactéries sont capables d'utiliser uniquement des matières organiques comme source de nourriture.

d'un attracteur global. Pour des taux de mortalité identiques la stabilité asymptotique globale est prouvée tandis qu'elle est conjecturée pour des taux différents. Le dernier paragraphe de ce chapitre, présente le lien entre le problème étudié et autre problème ouvert d'exclusion compétitive.

Deuxième partie : Stabilité asymptotique globale de l'équilibre avec recours à la théorie des perturbations. Dans le quatrième chapitre, nous considérons le cas d'un système singulièrement perturbé. A l'aide de la théorie géométrique des perturbations singulières nous obtenons la stabilité asymptotique globale de l'équilibre positif pour un système avec deux espèces de micro-organismes. Nous déduisons également que dans un système de chemostat sans recyclage l'équilibre correspondant à l'espèce avec la plus petite concentration de rentabilité est globalement asymptotiquement stable, sous des conditions générales. Cela montre, en particulier, la conjecture du chemostat mentionnée dans [40, Chapitre 2, Sec. 4] pour $n = 2$ du-moins pour un système singulièrement perturbé. Nous présentons la méthode de la variété intrinsèque de faible dimension ILDM pour approximer les variétés lentes en fin du chapitre.

Dans le cinquième chapitre, nous présentons des résultats théoriques en termes de perturbation régulière pour les systèmes dynamiques sous certaines conditions de dissipativité. Une application de ces résultats à un modèle de compétition entre $n - 1$ espèces d'algues et une bactérie dans les eaux usées sera présentée dans le dernier paragraphe du chapitre.

Cette thèse se clôt par une conclusion générale et une annexe contenant quelques notions des systèmes dynamiques dissipatifs et d'écologie théorique.

Première partie

Modélisation du chemostat avec recyclage et analyse mathématique du modèle en différents modes

Revue des connaissances

Ce chapitre est essentiellement consacré à dresser un aperçu de la modélisation du procédé à boues activées. Tout d'abord, nous décrivons le principe de fonctionnement d'un procédé à boues activées, ainsi que le principe de nutrition et de développements bactériens. Le dernier paragraphe décrit le modèle en mode fermé et en mode continu. De toute évidence, le présent chapitre ne constitue pas une revue exhaustive sur le procédé à boues activées. Il présente seulement ce qui est nécessaire aux les chapitres suivants.

Le procédé à boues activées est le système le plus favorable à l'épuration micro-biologique des eaux usées rejetées par les industries. Il s'appuie sur la mise en œuvre de bactéries dans un réacteur biologique. Les micro-organismes maintenus en état aérobie dans l'eau polluée utilisent le substrat comme nutriment et dégradent la matière organique polluante par oxydation en composés inorganiques simples. Parmi ces micro-organismes on trouve des bactéries, mais aussi des protozoaires, des métazoaires,....

Dans cette thèse, il convient de noter que nous parlons du procédé à boues activées, comme étant un système chemostat avec recyclage de boues. Avant de présenter le principe de fonctionnement de ce système, nous passons par une petite revue de littérature biologique et chimique [41].

Milieu aérobie : milieu caractérisé par la présence d'oxygène libre O_2 .

Biomasse : groupe de micro-organismes qui ont la même fonction ou qui participent aux chaînes de dégradation.

Substrat : nourriture nécessaire au développement des micro-organismes.

Effluent : l'eau usagée polluée par des matières organiques (substrat).

Liqueur mixte : un mélange de micro-organismes et de matière organique.

1.1 Description et principe de fonctionnement d'un chemostat avec recyclage

Le système comporte : un bassin d'aération dans lequel se développent des micro-organismes où le liquide est mis en mouvement par un agitateur à faible vitesse de rotation ; un clarificateur servant à séparer les micro-organismes de l'eau pure, et des installations pour la recirculation des liqueurs mixtes et une sortie pour les micro-organismes en excès.

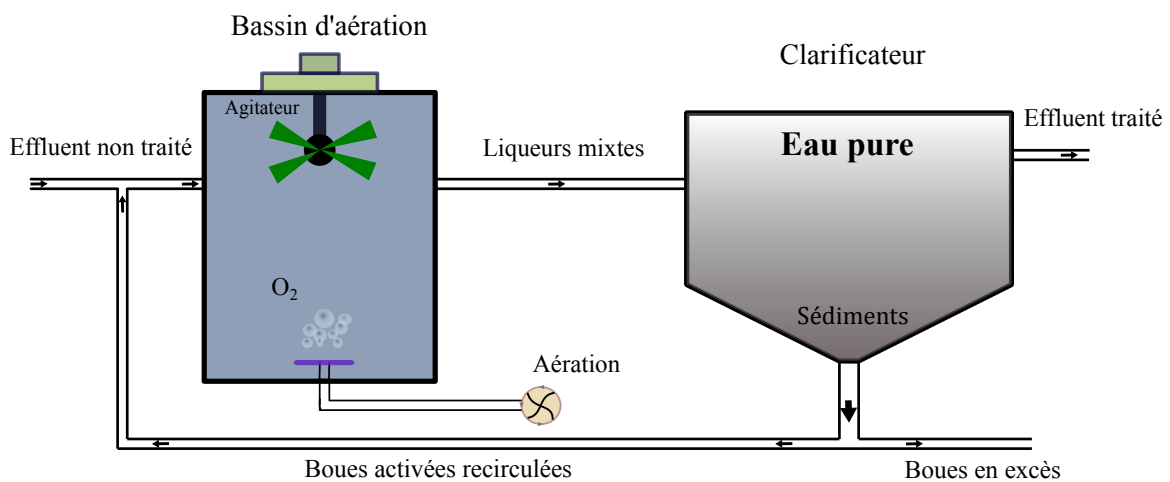


FIGURE 1.1.1: Vue schématique d'un chemostat aérobie avec recyclage de boues

Premièrement, l'effluent est pompé vers le bassin d'aération avec un débit Q (le débit Q est constant ou variable en temps). Les microorganismes, en se développant, forment une boue, et à l'aide de l'agitateur on peut mélanger la boue avec l'eau polluée (liqueur mixte). Après une période requise de l'agitation et l'aération dans le bassin d'aération, la biomasse s'écoule vers le clarificateur secondaire dans lequel la boue cellulaire est séparée de l'eau pure par sédimentation. Une partie des

micro-organismes décantés est recyclée vers le bassin d'aération pour maintenir la concentration désirée. Les solides et les micro-organismes en excès sont rejetés et collectés dans un réservoir, et finalement il ne reste dans le clarificateur que de l'eau pure. Le schéma d'écoulement de l'unité de traitement est présenté dans la figure 1.1.1.

1.2 Principe de nutrition et développements bactériens

La conversion de la matière organique se divise en deux étapes principales :

Transport de la matière organique vers le micro-organisme : dans une première étape la bactérie rassemble le substrat soluble et le substrat insoluble dans sa paroi. Le substrat insoluble est converti en molécules plus simples qui peuvent traverser la paroi facilement.

Métabolisation du substrat : cette étape se divise en deux phases

La respiration et l'assimilation : représente la dégradation enzymatique par oxydation ; cette activité libère l'énergie nécessaire aux micro-organismes pour synthétiser de nouveaux constituants cellulaires.

Respiration endogène : représente la phase de stockage de la matière carbonée ; en cas d'absence de substrat, des bactéries meurent, et d'autres bactéries s'alimentent sur les micro-organismes morts. Si une masse bactérienne retourne dans un environnement riche de substrat le cycle recommencera.

1.3 Modélisation d'un chemostat avec recyclage

En raison de la complexité de ce système (le système contient plusieurs composantes physiques et chimiques), et la difficulté de contrôler l'opération de traitement des eaux résiduaires, et puisque le système chemostat possède un caractère dynamique, les microbiologistes ont été intéressés par la modélisation mathématique de ce processus. L'utilisation de modèles dynamiques nous aide à résoudre des problèmes importants (optimisation, examination de la production biologique, . . .). Parmi les modèles, nous choisissons un modèle simplifié proposé par

M. Ramanathan et A. F. Gaudy [33]. Gaudy et ses collaborateurs (Gaudy et Srinivasaraghaven [10], Rozich et Gaudy [37, 36]), Sundstrom et al. [43] ont suggéré l'utilisation d'un réservoir de stockage de boues dans la ligne de recyclage pour maintenir la concentration des solides recyclés à un niveau constant. Il diffère du modèle de Herbert [18] en ce sens que la concentration des cellules recyclées n'est pas représentée comme le rapport entre la biomasse du sous-écoulement du clarificateur et la biomasse du réacteur. Le modèle avec recyclage constant ou variable est présenté plus tard dans des travaux détaillés dans [2, 29, 20] avec des simulations. On trouvera aussi une autre étude intéressante sur la modélisation d'un réacteur biologique à boues activées dans [53]. Dans cette thèse, nous allons donner une étude qualitative précise de ce modèle.

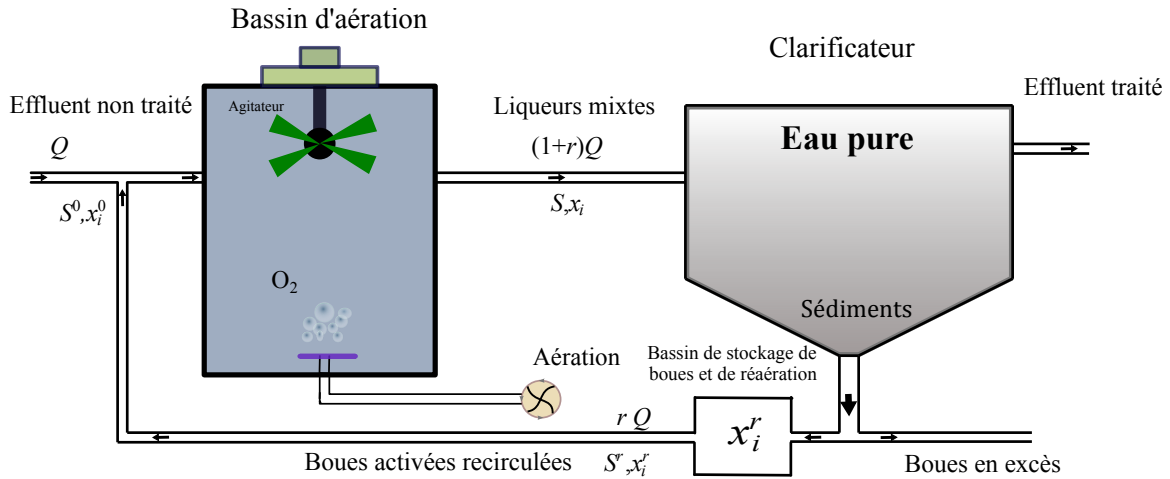


FIGURE 1.3.1: Bilan de masse d'un chemostat aérobie avec recyclage de boues

La figure 1.3.1 introduit les différents paramètres du modèle :

Bilan massique du substrat :

$$V \frac{dS}{dt} = Q S^0 + r Q S - (Q + r Q) S - r_{\text{sub}} V.$$

Bilan massique de la biomasse :

$$V \frac{dx}{dt} = Q x^0 + r Q x^r - (Q + r Q) x + r_{\text{org.net}} V.$$

Q : débit d'entrée de l'effluent dans le bassin d'aération [m^3/j],

r : rapport de recyclage (débit de recyclage des micro-organismes/ Q),

S^0, S : la concentration de substrat dans l'effluent non traité et dans le bassin d'aération respectivement [mg/m^3],

x^0, x, x^r : la concentration de biomasse dans l'effluent non traité, dans le bassin d'aération, et la concentration de la partie des micro-organismes recyclée respectivement [mg/m^3],

V : le volume du bassin d'aération [m^3],

r_{sub} : le taux d'utilisation du substrat [$mg/(m^3 \cdot j)$],

$r_{\text{org.net}}$: le taux net de croissance des micro-organismes [$mg/(m^3 \cdot j)$].

Dans un chemostat l'activité des bactéries est caractérisée par la quantité d'oxygène dissout consommée. L'évolution d'oxygène dissout en fonction du temps est estimée par le bilan massique [20, 46, 5] :

$$V \frac{dO}{dt} = Q(O^0 - O) + r Q(O^r - O) + k_L a(t) (O_{\text{sat}} - O) V - \text{our}(t) V$$

où

$O, O^0, O_{\text{sat}}, O^r$: la concentration en oxygène dissout dans le bassin d'aération, dans l'effluent non traité, à saturation, dans la partie des micro-organismes recyclée respectivement [mg/m^3],

$k_L a$: coefficient de transfert d'oxygène, (dans la suite on suppose qu'il est constant) [$1/j$],

our : taux de consommation d'oxygène par la biomasse dans le bassin d'aération (en anglais oxygen uptake rate)

$$\text{our} = \text{our}_{\text{exo}} + \text{our}_{\text{endo}}.$$

La quantité

$$\text{our}_{\text{exo}}(t) = \frac{(1 - Y)}{Y} f(S(t)) x$$

est le taux de respiration exogène [$mg/(m^3 \cdot j)$]; elle représente la respiration en présence de substrat, où $f(S(t))$ est le taux de croissance du micro-organisme, Y est un terme de conversion du substrat en biomasse et sa valeur est inférieure à 1.

La quantité

$$our_{\text{endo}}(t) = k_d x(t)$$

est le taux de respiration endogène [$mg/(m^3.j)$], elle représente la respiration en l'absence de substrat, et k_d le taux spécifique de déperissement de la biomasse non statistiquement différent de zéro.

La fonction naturelle qui définit le taux spécifique de croissance de la biomasse (appelé aussi cinétique de croissance ou taux d'absorption) est la fonction dite de Monod ou Michaelis-Menten

$$\mu(S) = \frac{\mu_{\text{max}} S}{k_S + S},$$

où

μ_{max} : le taux maximal de croissance [$1/j$],

k_S : la constante de Michaelis (ou de demi-saturation de substrat) [mg/m^3],

On définit alors r_{org} , le taux de croissance des micro-organismes, par

$$r_{\text{org}} = \frac{\mu_{\text{max}} S}{k_S + S} x = \mu(S) x.$$

Le taux d'utilisation de substrat est défini par

$$r_{\text{sub}} = \frac{r_{\text{org}}}{Y} = \frac{\text{masse de cellules}}{\text{masse de substrat}}.$$

Le taux net de croissance des micro-organismes est alors donné par

$$r_{\text{org.net}} = r_{\text{org}} - r_{\text{mortalité}} = \mu(S) x - k_d x,$$

où, ici, k_d est le coefficient de mortalité. Dans la suite, on s'intéresse à l'étude des modèles de chemostat avec taux de croissance des micro-organismes strictement croissant quelconque.

Le procédé à boues activées peut être mis en œuvre en mode fermé, semi-continu, ou continu. Dans ce travail, on s'intéressera à l'étude du système en mode fermé et continu.

Modèle en mode continu (le débit d'entrée est le même que le débit de sortie) :

Le modèle suivant exprime la biodégradation d'un seul polluant (substrat) par n espèces de micro-organismes dans une culture mixte continue.

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^0 + rS) - D(1+r)S - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = D(x_i^0 + r x_i^r) - D(1+r)x_i + (f_i(S) - k_i)x_i, \\ \dot{O} = D(O^0 + rO^r) - D(1+r)O + k_{La}(O_{\text{sat}} - O) - our(t), \end{cases} \quad i = \overline{1, n} \quad (1.3.1)$$

où

$$our = our_{\text{exo}} + our_{\text{endo}},$$

avec

$$our_{\text{exo}} = \sum_{i=1}^n \frac{1 - Y_i}{Y_i} f_i(S) x_i, \quad our_{\text{endo}} = \sum_{i=1}^n k_i x_i.$$

$D = Q/V$ est le taux de dilution $[1/j]$,

Y_i : le coefficient de rendement de l' $i^{\text{ème}}$ micro-organisme,

k_i : le taux de mortalité de l' $i^{\text{ème}}$ micro-organisme $[1/j]$,

x_i : la concentration de l' $i^{\text{ème}}$ micro-organisme $[mg/m^3]$,

S : la concentration en substrat $[mg/m^3]$,

$f_i(S)$: le taux de croissance de l' $i^{\text{ème}}$ micro-organisme.

Nous faisons la première hypothèse suivante :

H1 La fonction f_i est de classe C^1 , $f_i(0) = 0$ et $f_i'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Notez que nous n'imposons pas à f_i d'être bornée.

Modèle en mode fermé (terme de transport $Q = 0$, donc sans recyclage) :

Dans le mode de fonctionnement fermé, un lot (batch en anglais) de substrat est introduit au début de la réaction, en une seule fois.

$$\begin{cases} \dot{S} = - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = (f_i(S) - k_i) x_i, & i = \overline{1, n} \\ \dot{C} = -k_L a C - \dot{S} - \sum_{i=1}^n \dot{x}_i, \end{cases} \quad (1.3.2)$$

où $C = O_{\text{sat}} - O$ représente le déficit en oxygène dissout.

Notre but étant une étude mathématique des modèles (1.3.1, 1.3.2) et une discussion sur un problème ouvert, celui du principe d'exclusion compétitive pour un chemostat avec fonctions de croissance monotones et taux de prélèvements distincts. Le modèle que nous avons choisi est un modèle de boues activées et non pas un modèle de procédé à boues activées. Un modèle de boues activées est un sous modèle bio-cinétique qui décrit le mécanisme de réaction et les relations stœchiométriques et cinétiques entre différents composants, constituants, espèces dans le réacteur biologique (le bassin d'aération). Un modèle de procédé à boues activées est, quant à lui, un modèle mathématique du processus de boues activées. En général, il se compose d'un certain nombre d'équations différentielles et non différentielles, voire algébriques, avec retard,... Il repose sur des lois scientifiques et techniques fondamentales telles que le bilan de masse et le bilan énergétique. Parmi ces modèles, on trouve les modèles de l'TWA (ASM1 [16], ASM2 [11, 17] et ASM3 [12]). Il est très difficile d'analyser ce type des modèles sans réduire le nombre de variables.

Analyse d'identifiabilité et étude du modèle en mode fermé

*D*ans ce chapitre, nous étudions le modèle en mode fermé (1.3.2). Nous nous intéressons, dans le premier paragraphe, à l'analyse d'identifiabilité du modèle. Ensuite, nous étudions le comportement asymptotique des points d'équilibre. Nous démontrons théoriquement que dans un système fermé la matière organique est quasi-dégradée.

2.1 Analyse d'identifiabilité du modèle chemostat

La construction d'un modèle mathématique biologiquement validé nécessite toujours l'identification de ses paramètres. L'analyse d'identification traite le problème, mais jusqu'à présent il n'y a aucune méthode générale qui résout les problèmes d'identification pour un système non linéaire. Dans le problème étudié on utilisera, de préférence, la méthode de développement de Taylor on se basant sur les travaux de H. Pohjanpalo [32].

Selon la paramétrisation, on distingue trois types des modèles :

- Modèle globalement identifiable : si chaque paramètre possède une seule valeur.
- Modèle localement identifiable : si chaque paramètre possède un nombre fini de valeurs.
- Modèle non identifiable : si chaque paramètre possède une infinité de valeurs.

Considérons le système décrit par :

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t), t, P), \\ x(0) = x_0^{(0)}, \end{cases}$$

où le temps $t \in [0, T]$, $x : [0, T] \rightarrow \mathbb{R}^n$, $P \in \mathbb{R}^p$ un vecteur dont les composantes sont les p paramètres du modèle précité.

Supposons que f est régulière et analytique par rapport à t .

On introduit les notations :

$$f^{(k)}(x(0), P) \triangleq \frac{d^k}{dt^k} f(x(t), t, P) |_{t=0},$$

$$x_0^{(k)} \triangleq \frac{d^k}{dt^k} x(t) |_{t=0}.$$

Développons f au voisinage de 0 par rapport au temps :

$$f(x(t), t, P) = \sum_{k \geq 0} f^{(k)}(x(0), P) \frac{t^k}{k!},$$

donc

$$\dot{x}(t) = \sum_{k \geq 0} f^{(k)}(x(0), P) \frac{t^k}{k!}.$$

Si on dérive les deux membres j fois, on obtient :

$$x^{(j+1)}(t) = \sum_{k \geq 0} f^{(j+k)}(x(0), P) \frac{t^k}{k!}.$$

Pour $t = 0$ dans l'expression précédente, il ne nous reste que le premier terme de la somme. Nous obtenons alors :

$$x_0^{(j+1)}(0) = f^{(j)}(x(0), P), \quad j = \overline{0, k}, \quad k \geq 0. \quad (2.1.1)$$

Supposons que, (2.1.1) possède au moins une solution pour P . On distingue donc trois cas

- si (2.1.1) possède une solution unique, alors le modèle est dit *globalement identifiable*.
- si (2.1.1) possède un nombre fini de solutions, alors le modèle est dit *localement identifiable*.

– si (2.1.1) possède une infinité de solutions, alors le modèle est dit *non identifiable*.

On se propose d'identifier les paramètres du modèle (1.3.1) autres que les entrées dans le cas d'un taux de croissance de type Monod en utilisant la méthode présentée¹ (l'identifiabilité pour une fonction de croissance générale ne se pose évidemment pas car les paramètres n'y sont pas définis explicitement). Les constantes O_{sat} et $k_L a$ sont inconnues jusqu'à ce que la réaction prenne fin. Dans la preuve du théorème suivant, on considère pour simplifier le cas d'une seule espèce de micro-organismes et on estime la valeur de ces paramètres à partir de la mesure des conditions initiales.

Théorème 2.1. *Le modèle défini par le système (1.3.2) avec un taux de croissance de type Monod, est globalement identifiable.*

Démonstration. On suppose premièrement que $x_0 = x(0) > 0$, $S_0 = S(0) > 0$, $O_0 = O(0) > 0$. Considérons le modèle en mode fermé avec une seule espèce de micro-organismes

$$\begin{cases} \dot{S} = -\frac{1}{Y} \mu(S) x, \\ \dot{x} = (\mu(S) - k_d) x, \\ \dot{O} = k_L a (O_{\text{sat}} - O) - \left(\frac{1-Y}{Y} \mu(S) + k_d\right) x, \end{cases} \quad (2.1.2)$$

où $\mu(S) = \frac{\mu_{\text{max}} S}{k_S + S}$, $k_L a$ est constante et $\mu_{\text{max}} > k_d$. Les paramètres du système (2.1.2) sont : k_S , μ_{max} , Y , k_d , $k_L a$ et O_{sat} . Le système (2.1.2) s'écrit sous la forme :

$$\dot{S} = -\frac{1}{Y} \mu(S) x, \quad (2.1.3a)$$

$$\dot{x} = (\mu(S) - k_d) x, \quad (2.1.3b)$$

$$\dot{O} = k_L a (O_{\text{sat}} - O) + \dot{S} + \dot{x}. \quad (2.1.3c)$$

En dérivant le système (2.1.3a-2.1.3c) par rapport au temps, nous obtenons :

1. Pour le modèle chemostat, les paramètres les plus importants, sont effectivement ceux qui apparaissent dans le modèle en mode fermé. L'identifiabilité du modèle continu découle de l'identifiabilité du modèle en mode fermé.

$$\ddot{S} = -\frac{\mu(S)}{Y} \left(\dot{S} x \left(\frac{1}{S} - \frac{1}{k_S + S} \right) + \dot{x} \right), \quad (2.1.4a)$$

$$\ddot{x} = \mu(S) \dot{S} x \left(\frac{1}{S} - \frac{1}{k_S + S} \right) + (\mu(S) - k_d) \dot{x}, \quad (2.1.4b)$$

$$\ddot{O} = -k_L a \dot{O} + \ddot{S} + \ddot{x}. \quad (2.1.4c)$$

De (2.1.3a) on a $-\frac{1}{Y} \mu(s) = \frac{\dot{S}}{x}$. Remplaçons cette quantité dans (2.1.4a). De même de (2.1.3a) on a $\mu(s) x = -Y \dot{S}$ et de (2.1.3b) on a $\mu(S) - k_d = \frac{\dot{x}}{x}$, et par remplacement des deux dernières quantités dans (2.1.4b), le système (2.1.4a-2.1.4c) devient :

$$\ddot{S} = \dot{S}^2 \left(\frac{1}{S} - \frac{1}{k_S + S} \right) + \frac{\dot{S} \dot{x}}{x}, \quad (2.1.5a)$$

$$\ddot{x} = -Y \dot{S}^2 \left(\frac{1}{S} - \frac{1}{k_S + S} \right) + \frac{\dot{x}^2}{x}, \quad (2.1.5b)$$

$$\ddot{O} = -k_L a \dot{O} + \ddot{S} + \ddot{x}. \quad (2.1.5c)$$

En prenant $t = 0$ dans (2.1.3a-2.1.3c) et (2.1.5a-2.1.5c), on obtient

$$\dot{S}_0 = -\frac{1}{Y} \mu(S_0) x_0, \quad (2.1.6a)$$

$$\dot{x}_0 = (\mu(S_0) - k_d) x_0, \quad (2.1.6b)$$

$$\dot{O}_0 = k_L a (O_{\text{sat}} - O_0) + \dot{S}_0 + \dot{x}_0, \quad (2.1.6c)$$

$$\ddot{S}_0 = \dot{S}_0^2 \left(\frac{1}{S_0} - \frac{1}{k_S + S_0} \right) + \frac{\dot{S}_0 \dot{x}_0}{x_0}, \quad (2.1.7a)$$

$$\ddot{x}_0 = -Y \dot{S}_0^2 \left(\frac{1}{S_0} - \frac{1}{k_S + S_0} \right) + \frac{\dot{x}_0^2}{x_0}, \quad (2.1.7b)$$

$$\ddot{O}_0 = -k_L a \dot{O}_0 + \ddot{S}_0 + \ddot{x}_0. \quad (2.1.7c)$$

Posons $\alpha = \dot{S}_0 \dot{x}_0 - \ddot{S}_0 x_0$; $\beta = x_0 \ddot{x}_0 - \dot{x}_0^2$; $\gamma = \dot{S}_0^2 x_0$. En utilisant (2.1.7a), on constate que :

$$k_S = \frac{-\alpha S_0^2}{\alpha S_0 + \gamma}. \quad (2.1.8)$$

En remplaçant (2.1.8) dans (2.1.7b), on obtient

$$Y = \frac{\beta}{\alpha}. \quad (2.1.9)$$

En remplaçant (2.1.8) et (2.1.9) dans (2.1.6a), il vient que

$$\mu_{\max} = \frac{\beta \dot{S}_0^3}{\alpha (\alpha S_0 + \gamma)}. \quad (2.1.10)$$

En remplaçant (2.1.8) et (2.1.10) dans (2.1.6b), on a

$$k_d = \frac{\alpha x_1 - \beta S_1}{\alpha x_0}.$$

De (2.1.7c) on peut tirer la valeur de $k_L a$

$$k_L a = \frac{\ddot{S}_0 + \ddot{x}_0 - \ddot{O}_0}{\dot{O}_0}. \quad (2.1.11)$$

En remplaçant (2.1.11) dans (2.1.6c), nous obtenons

$$O_{\text{sat}} = -\frac{\dot{S}_0 + \dot{x}_0 - \dot{O}_0}{\ddot{S}_0 + \ddot{x}_0 - \ddot{O}_0} + O_0.$$

□

2.2 Analyse asymptotique du modèle en mode fermé

Puisque le champ de vecteur du système (1.3.2) est localement lipschitzien le théorème de Cauchy-Lipschitz montre que, pour tout $(S_0, x_1^0, \dots, x_n^0, c_0) \geq 0$, il existe une unique solution maximale passant par $(S_0, x_1^0, \dots, x_n^0, c_0)$. Soit I_{\max} l'intervalle de définition de cette solution.

Les deux premières propositions établissent la positivité et la bornitude des solutions à conditions initiales positives.

Proposition 2.2. *Sous l'hypothèse H1, les solutions du modèle (1.3.2) sont positives pour toute condition initiale positive.*

Démonstration. Montrons que \mathbb{R}_+^{n+2} est positivement invariant pour le système (1.3.2) i.e., pour $i = \overline{1, n}$

$$S(0), x_i(0), C(0) > 0 \Rightarrow S(t), x_i(t), C(t) > 0,$$

pour tout t dans l'intervalle maximal positive I_{\max} .

De (1.3.2) on a

$$\dot{x}_i - (f_i(S) - k_i) x_i = 0. \quad (2.2.1)$$

En posant $\xi_i(S) = f_i(S) - k_i$, on obtient

$$\forall t \geq 0, x_i(t) = x_i(0) \exp\left(\int_0^t \xi_i(S(\tau)) d\tau\right) \geq 0.$$

Comme f_i est une fonction de classe C^1 nulle en 0, il existe une fonction g_i telle que $f_i(S) = S g_i(S)$, puisque

$$\begin{aligned} f_i(S) &= \int_0^S f'_i(z) dz \\ &= \int_0^1 S f'_i(S u) du. \end{aligned}$$

Considérons donc $g_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ définie par $\forall S \in \mathbb{R}_+, g_i(S) = \int_0^1 f'_i(S u) du$.

Donc la première équation du système (1.3.2) nous donne

$$S(t) = S(0) \exp\left(-\sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \int_0^t g_i(S) x_i d\tau\right) \geq 0 \quad \forall t \geq 0.$$

La dernière équation du système (1.3.2) s'écrit

$$\dot{C} + k_L a C = -\left(\dot{S} + \sum_{i=1}^n \dot{x}_i\right).$$

Puisque

$$\dot{S} + \sum_{i=1}^n \dot{x}_i = -\sum_{i=1}^n \frac{1 - Y_i}{Y_i} f_i(S) x_i - \sum_{i=1}^n k_i x_i \leq 0, \quad (Y_i \leq 1, i = \overline{1, n}), \quad (2.2.2)$$

alors

$$\dot{C} + k_L a C \geq 0. \quad (2.2.3)$$

Par comparaison, l'inégalité (2.2.3) nous donne

$$\forall t \geq 0, C(t) \exp(k_L a t) \geq C(0),$$

d'où le résultat. \square

Proposition 2.3. *Les demi-trajectoires positives du système (1.3.2) sont bornées dans \mathbb{R}_+^{n+2} .*

Démonstration. Du système (1.3.2) on a

$$\begin{aligned} \dot{C} + \dot{S} + \sum_{i=1}^n \dot{x}_i &= -k_L a C \\ &\leq -k_L a C - k_L a (\bar{\lambda}(t) - \bar{\lambda}(0)), \end{aligned}$$

où $\bar{\lambda}(t) = S + \sum_{i=1}^n x_i$ (voir (2.2.2)). Posons $\varphi(t) = C(t) + \bar{\lambda}(t)$, on a donc

$$\dot{\varphi}(t) \leq -k_L a (\varphi(t) - \bar{\lambda}(0)), \quad (2.2.4)$$

et, par conséquent,

$$\forall t \geq 0, \varphi(t) \leq (\varphi(0) - \bar{\lambda}(0)) \exp(-k_L a t) + \bar{\lambda}(0),$$

ce qui nous donne

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \varphi(t) \leq \bar{\lambda}(0). \quad (2.2.5)$$

Alors, pour tout $\epsilon > 0$ il existe $T > 0$, tel que $\varphi(t) \leq \bar{\lambda}(0) + \epsilon$, $t \geq T$. Comme, d'après la proposition précédente, les composantes des solutions sont positives alors elles sont asymptotiquement bornées. \square

Remarque 2.4. De l'inégalité (2.2.4) on pouvait affirmer que les solutions ne peuvent pas exploser en temps fini. Donc, d'après le théorème de *sortie de tout compact* [31, Théorème 2, P 90], la solution maximale est globale (on peut aussi appliquer directement le Corollaire 2 dans [31, P 91]).

La preuve du théorème précédent nous indique que la bornitude de S , x_i et C , dépend seulement de $(S(0), x_1(0), \dots, x_n(0))$.

Le système (1.3.2) à l'état stationnaire nous donne l'équation algébrique

$$\begin{cases} f_i(S^*) x_i^* = 0 & i = \overline{1, n}, \\ (f_i(S^*) - k_i) x_i^* = 0 & i = \overline{1, n}, \\ k_L a C^* = 0 & S^*, x_i^*, C^* \geq 0, \end{cases}$$

qui montre que le modèle admet un continuum de points d'équilibre le long de l'axe des S et que ce sont les seuls. Le système (1.3.2) est non hyperbolique en $(S^*, 0, \dots, 0)$. Pour étudier la stabilité nous passons par des méthodes directes.

Soit la famille des seuils de rentabilité

$$\{\Sigma_i : k_i = f_i(\Sigma_i)\}_{i=\overline{1, n}}.$$

Nous faisons l'hypothèse :

H2 Les seuils de rentabilité $\Sigma_i = f_i^{-1}(k_i)$ existent et sont finis. De plus

$$\Sigma_1 < \Sigma_i \quad i = \overline{2, n}.$$

Proposition 2.5. Soit $\alpha_i \quad i = \overline{1, n}$ des constantes positives fixées. L'ensemble

$$\Omega' = \{(S, x_1, \dots, x_n, C) \in \mathbb{R}_+^{n+2}; 0 \leq S \leq \Sigma_1, 0 \leq x_i \leq \alpha_i \quad i = \overline{1, n}, 0 \leq C \leq \sum_{i=1}^n \frac{k_i \alpha_i}{k_L a Y_i}\}$$

est un compact positivement invariant pour le système (1.3.2). De plus, le segment

$$\Gamma = \{(S, x_1, \dots, x_n, C) \in \mathbb{R}_+^{n+2}; 0 \leq S \leq \Sigma_1, x_i = 0 \quad i = \overline{1, n}, C = 0\}$$

est attractif pour toute solution partant de Ω' .

Démonstration. Soit $(S(t), x_1(t), \dots, x_n(t), C(t))$ une solution du système (1.3.2) telle que $(S(0), x_1(0), \dots, x_n(0), C(0)) \in \Omega'$. D'après la première équation, $S(t)$ est décroissante. Donc pour tout $t \geq 0$, $S(t) \leq S(0) \leq \Sigma_1$. Pour $S(t) \leq \Sigma_1$ on a

$f_i(S(t)) \leq f_i(\Sigma_1) \leq f_i(\Sigma_i) = k_i$, donc $\dot{x}_i \leq 0$ pour tout $i = \overline{1, n}$. Ce qui nous donne $x_i(t) \leq x_i(0) \leq \alpha_i$. Pour $C = \sum_{i=1}^n \frac{k_i \alpha_i}{k_L a Y_i}$, la troisième équation du système (1.3.2) donne

$$\begin{aligned} \dot{C} &= - \sum_{i=1}^n \frac{k_i \alpha_i}{Y_i} + \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i + \sum_{i=1}^n (f_i(S) - k_i) x_i \\ &= \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} (f_i(S) x_i - k_i \alpha_i) + \sum_{i=1}^n (f_i(S) - k_i) x_i \\ &\leq \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} (f_i(\Sigma_1) x_i - f_i(\Sigma_i) \alpha_i) + \sum_{i=1}^n (f_i(\Sigma_1) - f_i(\Sigma_i)) x_i \\ &= \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} (f_i(\Sigma_1) x_i - f_i(\Sigma_i) \alpha_i) + \sum_{i=1}^n (f_i(\Sigma_1) - f_i(\Sigma_i)) x_i \\ &< 0. \end{aligned}$$

Soit V une fonction définie par

$$\begin{aligned} V : \Omega' &\longmapsto \mathbb{R}_+ \\ (S, x_1, \dots, x_n, C) &\longrightarrow C + S + \sum_{i=1}^n x_i. \end{aligned}$$

La dérive de Lie de V le long des trajectoires du système (1.3.2) est :

$$\begin{aligned} \dot{V}(S, x_1, \dots, x_n, C) &= \dot{C} + \dot{S} + \sum_{i=1}^n \dot{x}_i \\ &= -k_L a C \leq 0 \text{ dans } \Omega'. \end{aligned}$$

Soit $E = \{(S, x_1, \dots, x_n, C) \in \Omega'; \dot{V}(S, x_1, \dots, x_n, C) = 0\}$. Il est clair que Γ est le plus grand domaine positivement invariant contenu dans Ω' . Donc d'après le théorème de LaSalle A.2, toute solution de (1.3.2) commençant dans Ω' tend vers l'ensemble Γ lorsque le temps tend vers l'infini. \square

Théorème 2.6. Soit $(S(t), x_1(t), \dots, x_n(t), C(t))$ une solution de (1.3.2) avec des conditions initiales positives. Alors :

i) $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0; i = \overline{1, n},$

$$ii) 0 < \lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) \leq \Sigma_1,$$

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

iv) Dans le cas d'un taux de croissance de type Monod, le système (1.3.2) avec une seule espèce de micro-organismes admet la limite

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) = -\Sigma \mathcal{W} \left[\mathcal{W}^{-1} \left(-\frac{S_0}{\Sigma} \right) \exp(-X_0) \right],$$

où \mathcal{W} représente la fonction de Lambert A.6 et

$$X_0 = \frac{Y \mu_{\max}}{k_S k_d} x_0.$$

Démonstration.

i) Si on pose $\lambda(t) = \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} x_i(t) + S(t)$, alors

$$\dot{\lambda}(t) = -\sum_{i=1}^n k_i x_i \leq 0.$$

Ainsi la fonction λ est décroissante et positive, donc il existe une constante $\tilde{\lambda} \geq 0$ telle que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \lambda(t) = \tilde{\lambda}$. Par majoration

$$\begin{aligned} |\ddot{\lambda}(t)| &= \sum_{i=1}^n k_i x_i |k_i - f_i(S)| \\ &\leq \sum_{i=1}^n k_i x_i (k + f_i(S(0))). \end{aligned}$$

La dérivée $\ddot{\lambda}$ étant bornée, ce qui prouve $\dot{\lambda}$ est lipschitzienne, ce qui prouve que $\dot{\lambda}$ est uniformément continue. On conclut, en utilisant le lemme de Barbalat A.5, que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \dot{\lambda}(t) = 0$. Par conséquent $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$ pour tout $i = \overline{1, n}$.

ii) La première équation de (1.3.2) peut s'écrire

$$-\frac{\dot{S}}{S} = \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \frac{f_i(S)}{S} x_i.$$

Par intégration et en utilisant le théorème des accroissements finis et en rappelant que S est décroissante, on a

$$\begin{aligned}
\ln(S(0)/S(t)) &= \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \int_0^t \frac{f_i(S(\tau))}{S(\tau)} x_i(\tau) d\tau \\
&= \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \int_0^t \frac{f_i(S(\tau)) - f_i(0)}{S(\tau) - 0} x_i d\tau \\
&= \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \int_0^t x_i(\tau) f'_i(\xi_\tau) d\tau \text{ pour } \xi_\tau \in]0, S[\\
&\leq \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \int_0^t x_i(\tau) \sup_{\sigma \in \{\xi_\tau, \tau \in [0, t]\}} f'_i(\sigma) d\tau \\
&\leq \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \sup_{\sigma \in]0, S(0)[} f'_i(\sigma) \int_0^t x_i(\tau) d\tau.
\end{aligned}$$

Soit

$$\begin{aligned}
k &= \min\{k_1, k_2, \dots, k_n\}, \\
Y_{\min} &= \min\{Y_1, Y_2, \dots, Y_n\}, \\
\beta &= \max\left\{ \sup_{\sigma \in]0, S(0)[} f'_1(\sigma), \dots, \sup_{\sigma \in]0, S(0)[} f'_n(\sigma) \right\}.
\end{aligned}$$

Comme

$$-\dot{\lambda}(t) = \sum_{i=1}^n k_i x_i \geq k \sum_{i=1}^n x_i,$$

alors

$$\begin{aligned}
\ln(S(0)/S) &\leq \frac{\beta}{Y_{\min}} \int_0^t \sum_{i=1}^n x_i(\tau) d\tau \\
&\leq -\frac{\beta}{k Y_{\min}} \int_0^t \dot{\lambda}(\tau) d\tau \\
&= \frac{\beta}{k Y_{\min}} (\lambda(0) - \lambda(t)),
\end{aligned}$$

et par conséquent

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \ln(S(0)/S(t)) \leq \frac{\beta}{k Y_{\min}} (\lambda(0) - \bar{\lambda}),$$

ce qui implique que $\lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) \neq 0$ (puisque $\lim_{t \rightarrow +\infty} \ln(S(0)/S(t)) < \infty$).

iii) L'inégalité (2.2.5) nous donne

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} \varphi(t) \leq \bar{\lambda}(0).$$

De plus $|\ddot{\varphi}(t)| = |-k_{La} \dot{C}(t)|$ est bornée, donc $\dot{\varphi}$ est uniformément continue, et puisque $\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi(t)$ est finie, on peut appliquer le lemme de Barbalat. Il en résulte que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \dot{\varphi}(t) = 0$ et que $\lim_{t \rightarrow +\infty} C(t) = 0$.

iv) Pour le cas de Monod on a le sous système suivant

$$\begin{cases} \dot{S} = -\frac{1}{Y} \mu(S) x, \\ \dot{x} = (\mu(S) - k_d) x. \end{cases}$$

On pose $x = x(S(t))$. Si on utilise la règle de la chaîne on obtient (on exclut le cas trivial $S = 0$),

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dx}{dS} \frac{dS}{dt},$$

donc

$$\frac{dx}{dS} = \frac{-1}{Y \mu_{\max}} (\mu_{\max} - k_d) + \frac{k_S k_d}{Y \mu_{\max}} \frac{1}{S}.$$

On pose $X = \frac{Y \mu_{\max}}{k_S k_d} x$, $X_0 = X(0)$, on obtient un système normalisé

$$\frac{dX}{dS} = -\frac{1}{\Sigma} + \frac{1}{S}.$$

Par intégration simple

$$X - X_0 = \left(-\frac{S}{\Sigma} + \ln(S)\right) - \left(-\frac{S_0}{\Sigma} + \ln(S_0)\right),$$

donc

$$-\frac{S}{\Sigma} \exp\left(-\frac{S}{\Sigma}\right) = -\frac{S_0}{\Sigma} \exp\left(-\frac{S_0}{\Sigma}\right) \exp(X - X_0),$$

alors

$$-\frac{S}{\Sigma} = W(W^{-1}(-\frac{S_0}{\Sigma}) \exp(X - X_0)).$$

La fonction W est continue et $\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$, cela implique

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) = -\Sigma W(W^{-1}(-\frac{S_0}{\Sigma}) \exp(-X_0)) > 0.$$

□

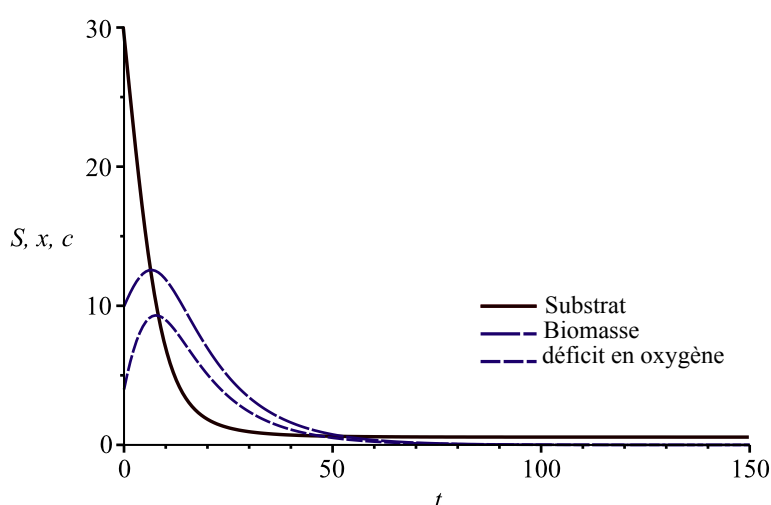


FIGURE 2.2.1: Comportement asymptotique du système (1.3.2) avec une seule espèce suivant les entrées $f(S) = \mu(S) = \frac{\mu_{\max} S}{k_S + S}$, $k_S = 50$, $\mu_{\max} = 0.4$, $Y = 0.5$, $k_d = 0.08$, $k_L a = 0.2$.

Le théorème 2.6 nous donne un résultat principal pour la dégradation organique, dans une culture fermée aérobie. Après quelques jours la concentration de bactéries hétérotrophes devient nulle, mais il reste une petite quantité de matière organique polluante. Dans le bassin d'aération, la concentration d'oxygène dissout persiste au niveau de saturation (figure 2.2.1).

Pour des conditions spéciales on peut estimer le coefficient de transfert d'oxygène $k_L a$ par une valeur d'ordre 10^{-2} - 10^{-3} , dans ce cas on peut négliger le terme $k_L a c$ dans le système (1.3.2). Pour le cas d'une seule espèce on obtient alors le système réduit suivant

$$\begin{cases} \dot{S} = -\frac{1}{Y} f(S) x, \\ \dot{x} = (f(S) - k_d) x, \\ c = k_0 - x - S, \text{ où } k_0 = S_0 + x_0 + c_0. \end{cases} \quad (2.2.6)$$

Le résultat du théorème suivant a été démontré pour le système réduit ; on veut voir le comportement asymptotique des trajectoires dans le plan à l'aide des propriétés géométriques remarquables sur les systèmes planaires.

Théorème 2.7. *Pour tout $(S_0, x_0) \in \mathbb{R}_+^2$, $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$.*

Démonstration. Dans l'étude on choisit $x > 0$ pour exclure les solutions périodiques triviales.

Pour $x > 0$, il existe $\eta : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ tel que $x(t) = \exp(\eta(t))$. On obtient un système topologiquement équivalent au système (2.2.6)

$$\begin{cases} \dot{S} = -\frac{1}{Y} f(S) \exp(\eta(t)) = g_1(S, \eta), \\ \dot{\eta} = f(S) - k_d = g_2(S, \eta). \end{cases}$$

Par calcul

$$\frac{\partial g_1}{\partial S}(S, \eta) + \frac{\partial g_2}{\partial \eta}(S, \eta) = -\frac{1}{Y} f'(S) \exp(\eta(t)) < 0.$$

L'équivalence topologique préserve la périodicité des trajectoires ; d'après le critère négatif de Bendixson A.3 il ne peut exister de cycles limites entièrement contenus dans \mathbb{R}^2 pour le système (2.2.6). Puisque les solutions sont bornées, et d'après le théorème de Poincaré-Bendixson A.4 l'ensemble ω -limite pour tout $(S_0, x_0) \in \mathbb{R}_+^2$ est un équilibre, d'où

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (S(t), x(t)) = (S^*, 0) \text{ où } 0 \leq S^* \leq \Sigma.$$

□

Dans le cas d'un taux de croissance de type Monod on remarque que

$$\frac{dx}{dS} = -Y \frac{\mu(S) - k_d}{\mu(S)} x$$

est positive pour $S \geq \Sigma$ et $x \geq 0$, et négative pour $0 \leq S \leq \Sigma$ et $x \geq 0$. On peut donc diviser le plan en deux régions principales par la demi droite $[S = \Sigma, x \geq 0]$ (figure 2.2.2).

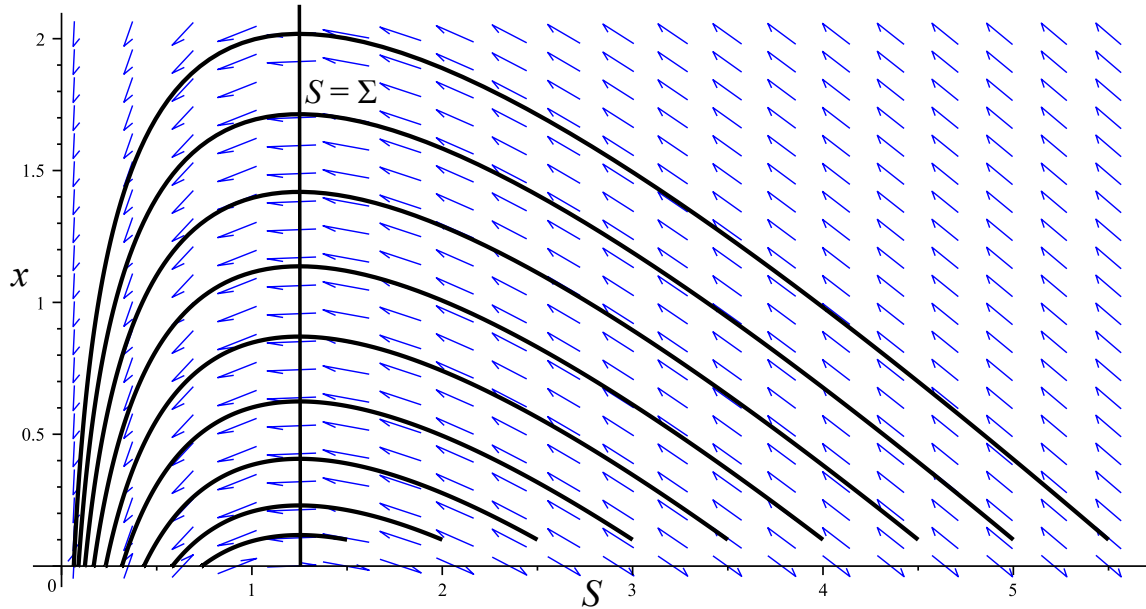


FIGURE 2.2.2: Portrait de phase d'un chemostat avec taux de croissance de type Monod en culture fermée

Biologiquement la première région $S \geq \Sigma \times x \geq 0$, représente la phase de la respiration et l'assimilation ; l'oxygène est nécessaire pour cette phase. La bactérie dégrade la matière organique pour synthétiser de nouveaux constituants cellulaires ; x atteint son maximum sur la frontière de la première région en la valeur

$$x_{\max} = \frac{Y}{\mu_{\max}} (\mu_{\max} - k_d) (S_0 - \Sigma) + \frac{k_d k_S Y}{\mu_{\max}} \ln(S_0/\Sigma) + x_0,$$

(on suppose que le milieu est riche en substrat i.e. $S_0 \geq \Sigma$). La deuxième région $0 \leq S \leq \Sigma \times x \geq 0$, représente la phase de la respiration endogène ; dans cette phase le milieu est pauvre en substrat et dans ce cas, la faible croissance serait uniquement liée à une faible alimentation des bactéries. Par conséquent, les bactéries s'alimentent sur les micro-organismes morts jusqu'à extinction ($\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$) et la concentration de la matière polluante persiste à une quantité strictement positive i.e.

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) = -\Sigma W (W^{-1}(-\frac{S_0}{\Sigma}) \exp(-\frac{Y \mu_{\max}}{k_S k_d} x_0)).$$

Étude asymptotique du modèle en mode continu

Ce chapitre traite principalement de l'analyse asymptotique du modèle en mode continu. Plus particulièrement sont examinées les questions classiques de dissipativité, de persistance des solutions et de stabilité asymptotique des équilibres. L'analyse mathématique du modèle (1.3.1) montre l'existence d'un équilibre strictement positif unique. Pour des taux de mortalité identiques la stabilité asymptotique globale de ce point d'équilibre est prouvée tandis qu'elle est conjecturée pour des taux différents. Dans le dernier paragraphe de ce chapitre, nous montrerons que la conjecture pour $n = 2$ de notre problème est équivalente à la conjecture connue d'exclusion compétitive pour un chemostat sans recyclage avec fonctions de croissance monotones générales et taux de prélèvement distincts. La base du chapitre est l'article [15].

En raison de la complexité du modèle (1.3.1), il est préférable de normaliser le système pour réduire le nombre des paramètres. On peut écrire les équations du système (1.3.1) sous la forme

$$\begin{cases} \dot{\frac{S}{S^0}} = D \left(1 - \frac{S}{S^0}\right) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i\left(\frac{S}{S^0} S^0\right) \frac{x_i}{S^0}, \\ \dot{\frac{x_i}{S^0}} = \frac{D(x_i^0 + r x_i^r)}{S^0} + \left(f_i\left(\frac{S}{S^0} S^0\right) - (D(1+r) + k_i)\right) \frac{x_i}{S^0}, \\ \dot{\frac{O}{S^0}} = (D(1+r) + k_L a) \left(\frac{D(O^0 + r O^r) + k_L a O_{\text{sat}}}{(D(1+r) + k_L a)} - \frac{O}{S^0}\right) \\ - \sum_{i=1}^n \frac{1 - Y_i}{Y_i} f_i\left(\frac{S}{S^0} S^0\right) \frac{x_i}{S^0} - \sum_{i=1}^n k_i \frac{x_i}{S^0}. \end{cases}$$

En effectuant les substitutions

$$h_i \leftarrow \frac{D(x_i^0 + r x_i^r)}{S^0}, \quad k_i \leftarrow k_i + (1+r)D, \quad S \leftarrow S/S^0, \quad x_i \leftarrow x_i/S^0,$$

$$O \leftarrow O/S^0, \quad O_{\text{sat}} \leftarrow \frac{D(O^0 + r O^r) + k_L a O_{\text{sat}}}{(D(1+r) + k_L a)}, \quad k_L a \leftarrow D(1+r) + k_L a,$$

dans les trois équations précédentes, et en remplaçant $f_i(S^0 S)$ par $f_i(S)$, on obtient

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1-S) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - k_i) x_i, \\ \dot{O} = k_L a (O_{\text{sat}} - O) - \sum_{i=1}^n \frac{1-Y_i}{Y_i} f_i(S) x_i - \sum_{i=1}^n k_i x_i. \end{cases}$$

3.1 Positivité, dissipativité et persistance

Dans ce qui suit, nous allons ignorer l'équation de l'oxygène étant donné que les équations du substrat et de la biomasse n'en dépendent pas explicitement. Nous nous concentrons sur l'étude asymptotique du modèle

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1-S) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - k_i) x_i, \quad i = \overline{1, n}. \end{cases} \quad (3.1.1)$$

Il est remarquable qu'après ces transformations, si on prenait $h_i = 0$ pour $i = \overline{1, n}$, le système précédent revient à un chemostat simple modélisant la compétition de n micro-organismes sur un substrat, avec un dispositif où le bioréacteur est alimenté à l'entrée seulement en substrat.

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1-S) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = (f_i(S) - k_i) x_i, \quad i = \overline{1, n}. \end{cases} \quad (3.1.2)$$

Proposition 3.1. *Sous les hypothèses H1, H2, le seul point d'équilibre du système (3.1.1), noté $(S^*, x_1^*, \dots, x_n^*)$, est intérieur avec $S^* < \min\{\Sigma_1, 1\}$.*

Démonstration. Les équilibres éventuels sont solutions des équations

$$\begin{cases} D(1-S) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i = 0, \\ h_i + (f_i(S) - k_i) x_i = 0, \quad i = \overline{1, n} \end{cases} \quad (3.1.3)$$

En vue de la positivité des équilibres, on doit avoir, à partir de la deuxième équation de (3.1.3)

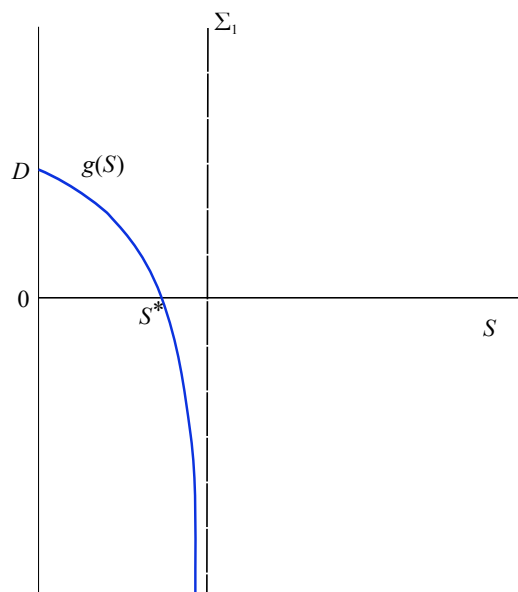
$$\begin{aligned} x_i = \frac{h_i}{k_i - f_i(S)} > 0 \quad i = \overline{1, n} &\iff f_i(S) < k_i \quad i = \overline{1, n} \\ &\iff f_i(S) < f_i(\Sigma_i) \quad i = \overline{1, n} \\ &\iff S < \Sigma_i \quad i = \overline{1, n} \quad (f_i \text{ est injective, } i = \overline{1, n}) \\ &\iff S < \Sigma_1. \end{aligned}$$

On additionne les deux équations de (3.1.3) après avoir multiplié la seconde par $\frac{1}{Y_i}$ et on remplace x_i par sa valeur $h_i/(k_i - f_i(S))$ pour obtenir :

$$g(S) := D(1-S) + \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{Y_i} - \sum_{i=1}^n \frac{h_i k_i / Y_i}{k_i - f_i(S)}.$$

Il est clair que $g'(S) \leq 0$, $g(0) = D$ et $\lim_{S \rightarrow \Sigma_1} g(S) = -\infty$, d'où il existe une unique valeur $S^* \in]0, \Sigma_1[$ telle que $g(S^*) = 0$ (voir figure 3.1.1).

Ainsi, le système (3.1.1) admet l'unique équilibre positif $(S^*, x_1^*, \dots, x_n^*)$ avec $x_i^* = \frac{h_i}{k_i - f_i(S^*)}$, $i = \overline{1, n}$.

FIGURE 3.1.1: Variation de $g(S)$ sur $[0, \Sigma_1]$

□

Lemme 3.2. *Le domaine $\Omega = \{(S, x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^{n+1}; S \geq 0, x_i \geq 0, i = \overline{1, n}\}$ est positivement invariant par (3.1.1).*

Démonstration. Soit (S, x_1, \dots, x_n) un point du bord $\partial\Omega$. Premièrement, pour $S = 0$ on a $\dot{S} = D > 0$, et si $x_i = 0$ pour certains i , $\dot{x}_i = h_i > 0$, ce qui prouve le lemme. □

Notez que, contrairement au modèle du chemostat sans recyclage, les hyperplans $x_1 = 0, \dots, x_n = 0$ ne sont pas invariants et le champ y est transverse et entrant dans Ω .

Lemme 3.3. *Les solutions des systèmes (3.1.1) sont uniformément bornées.*

Démonstration. Soient

$$\tilde{D} := \min\{D, k_1, k_2, \dots, k_n\}, \quad z := \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} + S, \quad \hat{D} := (D + \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{Y_i}) / \tilde{D}.$$

Du système (3.1.1), on déduit que

$$\begin{aligned}\dot{z} &= \sum_{i=1}^n \frac{\dot{x}_i}{Y_i} + \dot{S} = D(1-S) + \sum_{i=1}^n \left(\frac{h_i}{Y_i} - \frac{k_i}{Y_i} x_i \right) \\ &\leq D + \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{Y_i} - \tilde{D} \left(\sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} + S \right).\end{aligned}$$

De là,

$$\dot{z}(t) \leq -\tilde{D}(z(t) - \hat{D}).$$

Alors,

$$\frac{d(z(t) - \hat{D})}{dt} + \tilde{D}(z(t) - \hat{D}) \leq 0.$$

En multipliant cette inégalité par le facteur intégrant $e^{\tilde{D}t}$, on obtient

$$\frac{d(z(t) - \hat{D})}{dt} e^{\tilde{D}t} + \tilde{D}(z(t) - \hat{D}) e^{\tilde{D}t} \leq 0.$$

Donc

$$\frac{d(z(t) - \hat{D})}{dt} e^{\tilde{D}t} + (z(t) - \hat{D}) \frac{d(e^{\tilde{D}t})}{dt} \leq 0.$$

En appliquant la règle du produit à l'envers, on constate que

$$\frac{d((z(t) - \hat{D})e^{\tilde{D}t})}{dt} \leq 0.$$

Cela prouve que $g(t) = (z(t) - \hat{D})e^{\tilde{D}t}$, est décroissante par rapport à t . Donc $g(t) \leq g(0)$, pour tout $t \geq 0$. Par conséquent, $z(t) \leq \hat{D} + z(0)e^{-\tilde{D}t}$ pour tout $t \geq 0$, et $\limsup_{t \rightarrow +\infty} z(t) \leq \hat{D}$. Ceci signifie que pour tout $\eta > 0$, il existe $T > 0$, tel que $z(t) \leq \hat{D} + \eta$, $t \geq T$. \square

Faute de pouvoir établir l'attractivité globale de l'équilibre positif, le théorème suivant assure cependant la persistance uniforme du modèle.

Théorème 3.4. *Sous l'hypothèse H1, le système (3.1.1) est uniformément persistant sur Ω et possède un attracteur global compact dans Ω .*

Démonstration. De (3.1.1) on a

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= h_i + (f_i(S) - k_i) x_i \\ &\geq h_i - k_i x_i,\end{aligned}$$

donc

$$\forall t \geq 0, x_i(t) \geq \left(x_i(0) - \frac{h_i}{k_i}\right) \exp(-k_i t) + \frac{h_i}{k_i}.$$

Cela implique

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq \frac{h_i}{k_i} > 0.$$

D'après le lemme (3.3) le système est dissipatif. Donc il existe une constante $M > 0$ telle que $x_i(t) \leq M$ et $S(t) \leq M$ pour t assez grand. D'après le théorème des accroissements finis, pour tout $0 \leq S \leq M$, il existe au moins un nombre σ_i dans $]0, S[$ tel que $f_i(S) = f'_i(\sigma_i)S$ pour tout $i = \overline{1, n}$. De plus comme

$$f'_i(\sigma_i) \leq \sup_{\theta \in]0, M[} f'_i(\theta) < \infty$$

alors, de (3.1.1) on a

$$\begin{aligned}\dot{S} &= D(1 - S) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i \\ &\geq D(1 - S) - SM \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \sup_{\theta \in]0, M[} f'_i(\theta) \\ &= D - \left[D + M \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \sup_{\theta \in]0, M[} f'_i(\theta) \right] S.\end{aligned}$$

Par comparaison, cette dernière inégalité nous donne

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} S(t) \geq \frac{D}{D + M \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \sup_{\theta \in]0, M[} f'_i(\theta)} > 0. \quad (3.1.4)$$

Donc le système est uniformément persistant. D'après le théorème 3.2 [14], puisque le système est dissipatif, il existe un attracteur global compact dans Ω . \square

3.2 Stabilité de l'équilibre pour le modèle avec une seule espèce

Pour une seule espèce de micro-organismes le système (3.1.1) s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \frac{1}{Y} f(S) x, \\ \dot{x} = h + (f(S) - k_d) x. \end{cases} \quad (3.2.1)$$

Dans ce cas simple, nous savons montrer qu'il y a persistance uniforme à l'équilibre, grâce aux propriétés des systèmes planaires. En tenant compte ensuite de l'équation dynamique de l'oxygène, le lemme de séparation permettra de conclure.

Proposition 3.5. *Sous l'hypothèse H1, l'unique point d'équilibre (S^*, x^*) du système (3.2.1) est globalement asymptotiquement stable.*

Démonstration. La matrice jacobienne associée au système (3.2.1) au point (S^*, x^*) est donnée par :

$$J_{(S^*, x^*)} = \begin{pmatrix} -D - \frac{1}{Y} f'(S^*) x^* & -\frac{1}{Y} f(S^*) \\ f'(S^*) x^* & -h/x^* \end{pmatrix}.$$

De là, $\text{Tr}(J_{(S^*, x^*)}) = -(D + \frac{1}{Y} f'(S^*) x^* + h/x^*) < 0$, et $\text{Det}(J_{(S^*, x^*)}) > 0$. D'où la stabilité asymptotique locale de (3.2.1).

Pour $x > 0$, il existe $\eta : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ tel que $x(t) = \exp(\eta(t))$. On obtient le système suivant, topologiquement équivalent au système (3.2.1),

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \frac{1}{Y} f(S) \exp(\eta(t)) =: g_1(S, \eta), \\ \dot{\eta} = h \exp(-\eta(t)) + f(S) - k_d =: g_2(S, \eta). \end{cases}$$

La divergence de (g_1, g_2) vaut

$$\frac{\partial g_1}{\partial S}(S, \eta) + \frac{\partial g_2}{\partial \eta}(S, \eta) = -D - \frac{1}{Y} f'(S) \exp(\eta(t)) - h \exp(-\eta(t)) < 0.$$

Comme l'équivalence topologique préserve la périodicité des trajectoires, et d'après le critère négatif de Bendixson A.3, il ne peut exister de cycles limites pour le modèle (3.2.1). Puisque le système est dissipatif, d'après le théorème de Poincaré-Bendixson A.4 l'ensemble ω -limite de tout point $(S_0, x_0) \in \Omega$ est réduit à l'équilibre unique (S^*, x^*) . \square

Rappelons que le modèle (1.3.1) sous la forme normalisée s'écrit dans le cas d'une seule espèce

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \frac{1}{Y} f(S) x, \\ \dot{x} = h + (f(S) - k_d) x, \\ \dot{O} = k_L a (O_{\text{sat}} - O) - \frac{1-Y}{Y} f(S) x - k_d x, \end{cases} \quad (3.2.2)$$

et il possède un équilibre intérieur unique $(S^*, x^*, O^*) = (S^*, \frac{h}{k_d - f(S^*)}, O_{\text{sat}} - \frac{1}{k_L a} (D(1 - S^*) + h))$.

Proposition 3.6. *Sous l'hypothèse H1, les solutions de (3.2.2) sont positives et bornées.*

Démonstration. La positivité des solutions est claire d'après la proposition 3.2 et du fait que $\dot{O} = k_L a O_{\text{sat}} > 0$ sur le plan $O = 0$.

D'après le lemme 3.3, il existe deux constantes \tilde{S} et \tilde{x} telles que $0 \leq S(t) \leq \tilde{S}$ et $0 \leq x(t) \leq \tilde{x}$ à partir d'un $t > 0$ assez grand.

Puisque $Y \leq 1$ on a

$$\dot{O} \leq k_L a (O_{\text{sat}} - O).$$

Cette inégalité différentielle donne

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} O(t) \leq O_{\text{sat}}.$$

□

Théorème 3.7. *Sous l'hypothèse H1, l'équilibre (S^*, x^*, O^*) est globalement asymptotiquement pour le système (3.2.2).*

Démonstration. La preuve de ce théorème est basée sur le lemme de séparation A.6, en choisissant comme domaine de bornitude un compact de dissipativité. La conclusion découle alors de la proposition 3.5 et de la stabilité exponentielle globale de O^* pour le système $\dot{O} = k_L a (O_{\text{sat}} - O) - \frac{1-Y}{Y} f(S^*) x^* - k_d x^*$ (voir exemple de simulation sur figure 3.2.1). □

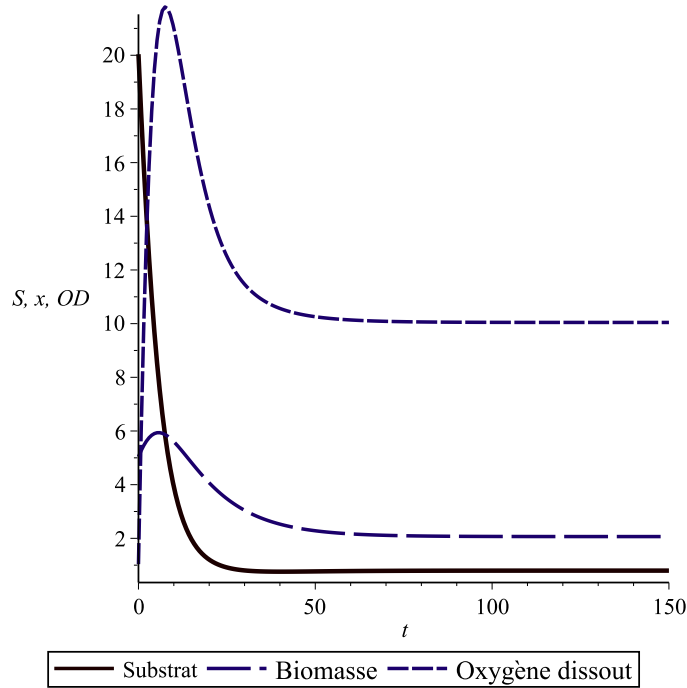


FIGURE 3.2.1: Comportement asymptotique du système (3.2.2) suivant les entrées $f(S) = \frac{\mu_{\max} S}{k_S + S}$, $k_S = 50$, $\mu_{\max} = 0.4$, $Y = 0.5$, $k_d = 0.1$, $k_L a = 0.2$, $O_{\text{sat}} = 8.65$, $D = 0.5$, $h = 0.7$.

Sur la figure 3.2.2 on représente le portrait de phases et on observe que x est croissante lorsque $h + (f(S) - k_d)x \geq 0$ et décroissante pour $h + (f(S) - k_d)x \leq 0$. Suivant l'analyse asymptotique on peut diviser le plan en deux zones par la courbe $[h + (f(S) - k_d)x = 0]$ (une droite dans le cas où f est une fonction de Michaelis-Menten). En pratique, la région à droite $[h + (f(S) - k_d)x \geq 0]$ est la phase de développement et de croissance bactérienne (la respiration et l'assimilation, voir le chapitre 1). La masse bactérienne x atteint son maximum sur la courbe $\{\dot{x} = 0\}$. La deuxième région $[h + (f(S) - k_d)x \leq 0]$ représente la phase de la respiration endogène ; dans cette phase le milieu est pauvre en substrat organique. Une partie des micro-organismes (la nouvelle masse bactérienne) est recyclée vers le bassin d'aération pour maintenir la concentration désirée, et les microorganismes en excès (la vieille masse bactérienne) sont rejetés. De cette manière la vitesse de croissance de la biomasse ralentit puis s'annule. Le recyclage permet donc de stabiliser la concentration des microorganismes.

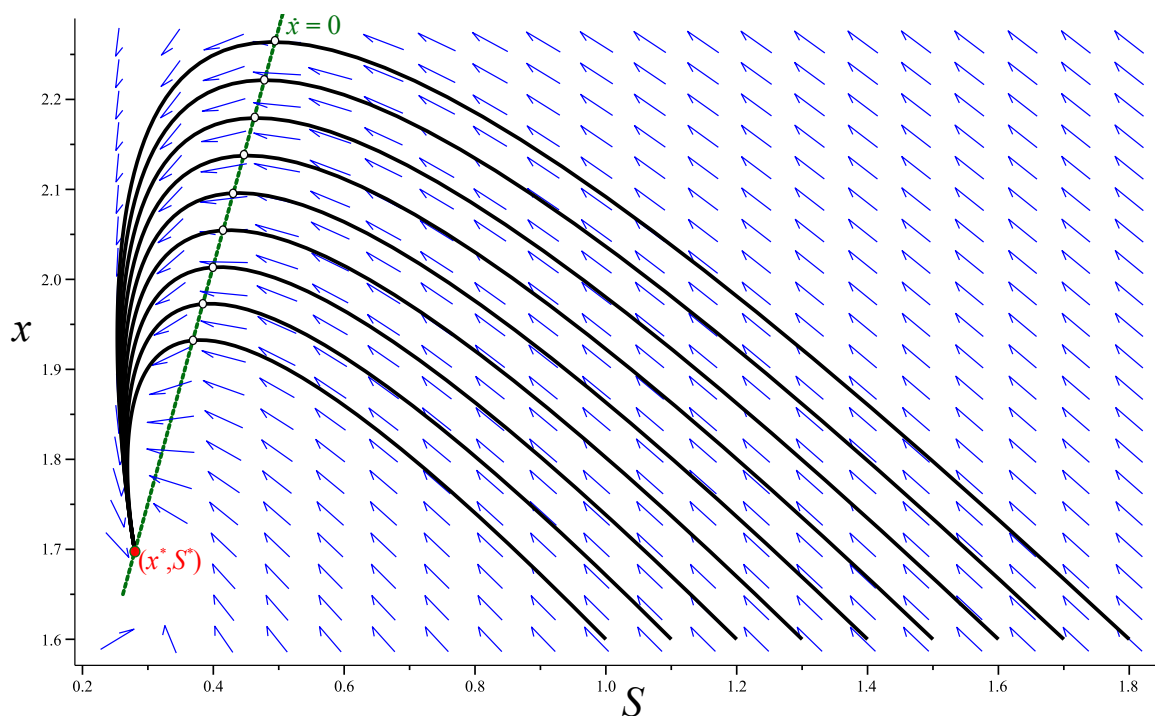


FIGURE 3.2.2

3.3 Stabilité du système avec n -espèces de micro-organismes

3.3.1 Cas des taux de prélèvement identiques

Pour simplifier l'étude, nous considérons dans ce paragraphe le système (3.1.1) avec $D = k_1 = k_2 = \dots = k_n$. Le nouveau système s'écrit alors sous la forme

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - D) x_i, \quad i = \overline{1, n}. \end{cases} \quad (3.3.1)$$

C'est exactement ce que Robledo et al. [35] ont présenté en proposant un nouveau modèle de compétition de n -espèces dans un chemostat, avec une entrée constante de certaines espèces et des taux de prélèvement identiques. Ils ont utilisé des fonctions de Lyapunov polytopiques. Dans ce paragraphe, nous proposons une analyse simplifiée, conduisant au même résultat.

Faisons la somme suivante de toutes les équations de (3.3.1) :

$$\dot{S} + \sum_{i=1}^n \frac{\dot{x}_i}{Y_i} = D + \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{Y_i} - DS - D \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i},$$

qui s'écrit encore :

$$\frac{d}{dt} \left[S + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} - \left(1 + \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{DY_i} \right) \right] = -D \left[S + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} - \left(1 + \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{DY_i} \right) \right].$$

Posons

$$Z(t) = S + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} - a,$$

où

$$a = 1 + \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{DY_i} = 1 + \sum_{i=1}^n \frac{x_i^0 + r x_i^r}{S_0 Y_i}.$$

On obtient le système :

$$\begin{cases} \dot{Z} = -D Z \\ \dot{x}_i = h_i + \left(f_i \left(Z + a - \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} \right) - D \right) x_i \quad i = \overline{1, n} \end{cases} \quad (3.3.2)$$

Puisque

$$\forall t \geq 0, Z(t) = Z(0) \exp(-Dt),$$

il est clair que $\lim_{t \rightarrow +\infty} Z(t) = 0$, et donc 0 est un équilibre globalement exponentiellement stable pour le système $\dot{Z} = -D Z$.

Cette limite

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left(S(t) + \sum_{i=1}^n \frac{x_i(t)}{Y_i} \right) = a$$

montre aussi que $0 \leq \left(\lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) \text{ et } \lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \quad i = \overline{1, n} \right) \leq a$ parce qu'ils sont tous positifs.

On peut donc conclure que l'ensemble ω -limite de toute trajectoire de (3.3.1) inclus dans $L = \left\{ (S, x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^{n+1}; S + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} = a \right\}$, et le système peut être réduit à un système limite de dimension n ;

$$\dot{x}_i = h_i + \left(f_i \left(a - \sum_{j=1}^n \frac{x_j}{Y_j} \right) - D \right) x_i \quad i = \overline{1, n}. \quad (3.3.3)$$

Un théorème dû à Thieme [40] fait le lien entre le comportement asymptotique des solutions de (3.3.3) et de celui des solutions du modèle. Cependant, dans notre cas, il nous suffira d'utiliser le lemme A.6 de séparation pour déduire la stabilité asymptotique globale de l'unique équilibre intérieur $(S^*, x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ du système (3.3.1), ce lemme étant un cas particulier du théorème de Thieme.

Proposition 3.8. *Sous l'hypothèse H1, Le domaine $\Delta = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n; \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} \leq a\}$ est positivement invariant par rapport à (3.3.3).*

Démonstration. Sur le bord L de Δ , on a

$$\dot{x}_i = h_i - D x_i \quad i = \overline{1, n},$$

donc

$$\sum_{i=1}^n \frac{\dot{x}_i}{Y_i} = \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{Y_i} - D \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{Y_i} = \sum_{i=1}^n \frac{h_i}{Y_i} - D a = -D < 0.$$

Il en résulte que si une trajectoire rentre dans Δ , elle n'en sort plus, et donc on peut restreindre le flot à Δ . \square

Théorème 3.9. *Sous les hypothèses H1, H2, l'unique équilibre intérieur (x_1^*, \dots, x_n^*) du système (3.3.3) est globalement asymptotiquement stable.*

Démonstration. Soient

$$I = \{1, 2, \dots, n\},$$

$$I_{\geq} = \{i \in I; x_i \geq x_i^*\},$$

$$I_{\leq} = \{i \in I; x_i \leq x_i^*\},$$

et V une fonction définie par

$$V : \Delta \mapsto \mathbb{R}_+$$

$$(x_1(t), \dots, x_n(t)) \longrightarrow \max \left\{ \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{x_i - x_i^*}{Y_i}, \sum_{i \in I_{\leq}} \frac{x_i^* - x_i}{Y_i} \right\}.$$

Montrons que V est une fonction de Lyapunov strict.

Premièrement on peut voir que $V(x_1, \dots, x_n) > 0$ pour $(x_1, \dots, x_n) \neq (x_1^*, \dots, x_n^*)$ et $V(x_1^*, \dots, x_n^*) = 0$.

Si

$$\sum_{i \in I_{\geq}} \frac{x_i - x_i^*}{Y_i} > \sum_{i \in I_{<}} \frac{x_i^* - x_i}{Y_i},$$

la dérivé de Lie de V le long des trajectoires du système (3.3.3) est

$$\dot{V} = \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{1}{Y_i} \dot{x}_i.$$

Montrons que cette dérivé est négative ;

$$\begin{aligned} \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{1}{Y_i} \dot{x}_i &= \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{1}{Y_i} [(f_i(S) - D) x_i + h_i] \\ &= \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{1}{Y_i} [(f_i(S) - D) x_i - (f_i(S^*) - D) x_i^*] \\ &\leq \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{1}{Y_i} [(f_i(S) - D) x_i - (f_i(S^*) - D) x_i] \\ &= \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{1}{Y_i} [(f_i(S) - f_i(S^*)) x_i] \\ &= \sum_{i \in I_{\geq}} \frac{1}{Y_i} [(f_i(a - \sum_{j=1}^n \frac{x_j}{Y_j}) - f_i(a - \sum_{j=1}^n \frac{x_j^*}{Y_j})) x_i] \\ &= (\sum_{j=1}^n \frac{x_j^*}{Y_j} - \sum_{j=1}^n \frac{x_j}{Y_j}) \sum_{i \in I_{\geq}} [\frac{1}{Y_i} f_i'(\xi(t)) x_i] \\ &= (\sum_{j \in I_{<}} \frac{x_j^* - x_j}{Y_j} - \sum_{j \in I_{\geq}} \frac{x_j - x_j^*}{Y_j}) \sum_{i \in I_{\geq}} [\frac{1}{Y_i} f_i'(\xi(t)) x_i] < 0. \end{aligned}$$

Si

$$\sum_{i \in I_{\geq}} \frac{x_i - x_i^*}{Y_i} < \sum_{i \in I_{<}} \frac{x_i^* - x_i}{Y_i},$$

la dérivé de V le long des trajectoires du système (3.3.3) est

$$\dot{V} = - \sum_{i \in I_{\leq}}^n \dot{x}_i.$$

Cette dérivé est négative, dont la preuve est similaire à celle du cas précédent.

donc $\dot{V}(x_1, \dots, x_n) < 0$ pour $(x_1, \dots, x_n) \neq (x_1^*, \dots, x_n^*)$ et $\dot{V}(x_1^*, \dots, x_n^*) = 0$. Par conséquent, l'ensemble ω – limite de toute solution positive appartenant à l'ensemble $\dot{V} = 0$. D'où la stabilité asymptotique globale asymptotique de l'unique équilibre (x_1^*, \dots, x_n^*) du système (3.3.3) dans \mathbb{R}_+^n A.1. \square

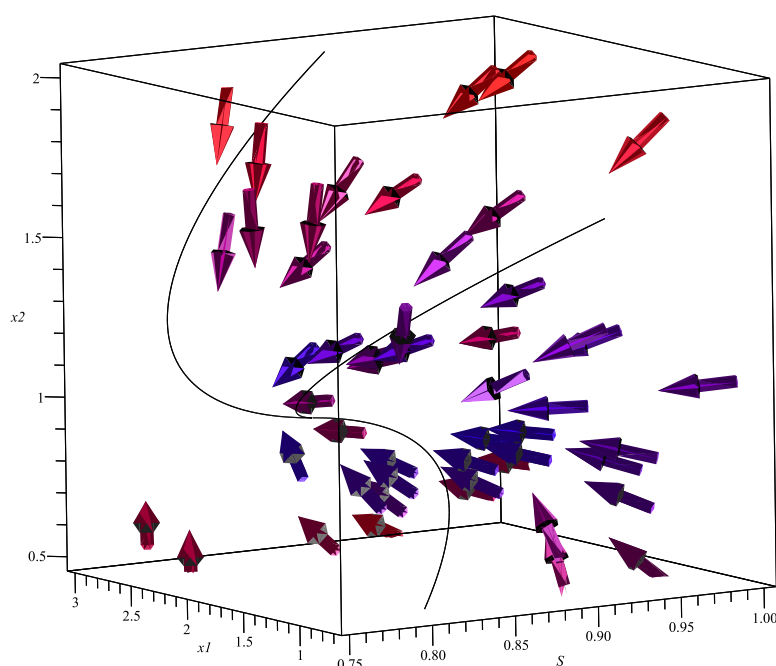


FIGURE 3.3.1: Portrait de phase du système (3.3.1) avec deux espèces des micro-organismes suivant les entrées $f_1(S) = \mu_1(S) = \frac{\mu_{\max}^1 S}{k_S^1 + S}$, $k_S^1 = 50$, $\mu_{\max}^1 = 0.4$, $Y_1 = 0.5$, $f_2(S) = \mu_2(S) = \frac{\mu_{\max}^2 S}{k_S^2 + S}$, $k_S^2 = 45$, $\mu_{\max}^2 = 0.3$, $Y_2 = 0.5$, $D = 0.1$, $h_1 = 0.15$, $h_2 = 0.2$

Théorème 3.10. *L'unique équilibre intérieur positive $(S^*, x_1^*, \dots, x_n^*)$ du système (3.3.1) est globalement asymptotiquement stable.*

Démonstration. Ce théorème est un résultat direct à l'aide de théorème précédent et le lemme de séparation lemma A.6. \square

3.3.2 Cas des taux de mortalité distincts

Nous énonçons premièrement une conjecture de stabilité asymptotique globale :

Conjecture 3.11. *Le point d'équilibre positive unique $(S^*, x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ de (3.1.1) est globalement asymptotiquement stable dans \mathbb{R}_+^{n+1} .*

On donne quelques exemples de simulations numériques (figures 3.3.2, 3.3.3) qui appuient la conjecture supposée :

On donne quelques exemples de simulations numériques qui appuient la conjecture supposée :

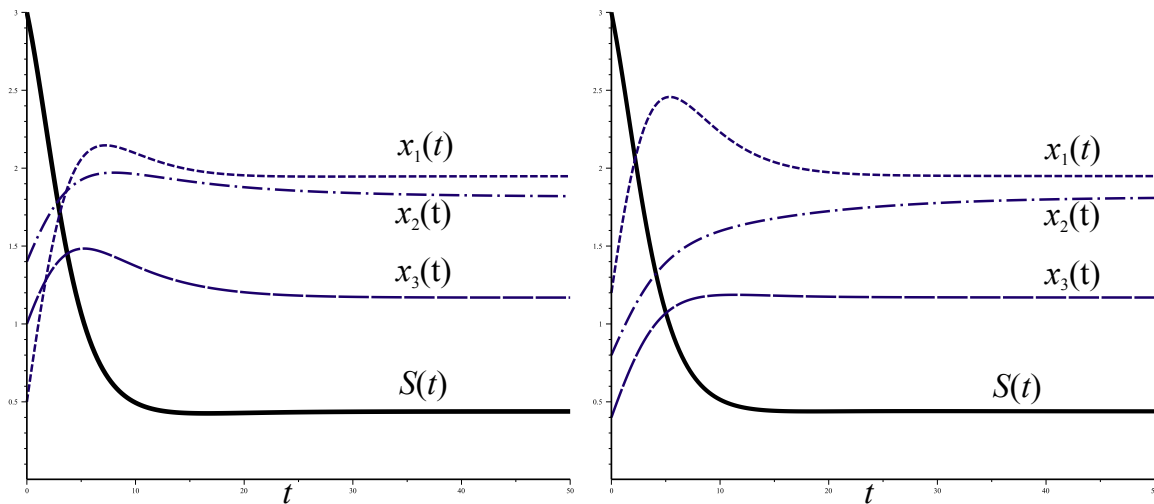


FIGURE 3.3.2: Comportement asymptotique du système (3.1.1) dans le cas de trois types des micro-organismes avec des conditions initiales différentes et les données suivantes : $f_1(S) = \frac{\mu_{\max}^1 S}{k_S^1 + S}$, $f_2(S) = \frac{\mu_{\max}^2 S}{k_S^2 + S}$, $f_3(S) = \frac{\mu_{\max}^3 S}{k_S^3 + S}$, $k_S^1 = 50$, $k_S^2 = 45$, $k_S^3 = 40$, $\mu_{\max}^1 = 2$, $\mu_{\max}^2 = 3$, $\mu_{\max}^3 = 4$, $Y_1 = 0.5$, $Y_2 = 0.4 = Y_3$, $k_1 = 0.1$, $k_2 = 0.2$, $k_3 = 0.5$, $D = 0.2$, $h_1 = 0.15$, $h_2 = 0.2$, $h_3 = 0.5$.

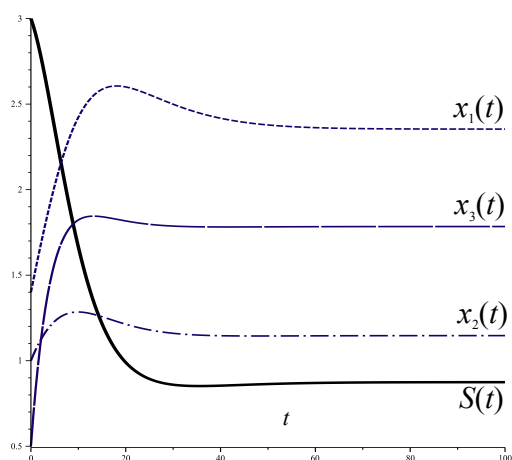


FIGURE 3.3.3: Comportement asymptotique du système (3.1.1) dans le cas de trois types des micro-organismes avec des taux de croissance monotones quelconques. Dans nos simulations, nous prenons $f_1(S) = \frac{1}{10} \ln(1 + \frac{S}{2})$, $f_2(S) = \frac{1}{10} \ln(1 + \frac{S}{3})$, $f_3(S) = \frac{1}{10} \ln(1 + \frac{S}{4})$, et les autres paramètres sont similaires à ceux de la figure précédente.

3.4 Relation avec un problème ouvert d'exclusion compétitive

Dans ce paragraphe, nous nous intéressons à un problème ouvert d'exclusion compétitive mentionné dans [40, Chapitre 2, Sec. 4]. Le principe d'exclusion compétitive signifie que, dans un environnement constant, au plus une espèce de microorganismes est capable de survivre à long terme, tandis que les autres doivent disparaître. Pratiquement aucun résultat de stabilité asymptotique globale pour le système (3.1.2) sous l'hypothèse générale H1 n'a été obtenu à ce jour compte tenu de la difficulté du problème. Cette étude nous permettra d'établir un lien entre notre problème et la conjecture du chemostat classique pour $n = 2$.

Nous considérons le cas d'un système chemostat avec deux micro-organismes. Pour cela, nous supposons que tous les h_i sont identiques $h_i = h$, et nous étudions le problème simplifié suivant

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = h + (f_i(S) - k_i) x_i, \quad i = 1, 2. \end{cases} \quad (3.4.1)$$

Si nous fixons $h = 0$, ce qui revient à considérer un rapport de recyclage $r = 0$ et une concentration initiale des micro-organismes nulle, nous obtenons le modèle du chemostat simple

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = (f_i(S) - k_i) x_i, \quad i = 1, 2. \end{cases} \quad (3.4.2)$$

Il est bien connu que le comportement asymptotique d'un tel modèle est encore un problème ouvert, pour lequel il est conjecturé que l'espèce avec la plus petite concentration de rentabilité puisse gagner la compétition et les autres disparaissent. Notez que le problème a été résolu pour le cas d'une fonction de croissance Monod par Hsu [22].

Le comportement asymptotique du système (3.4.2) est décrit plus en détail en [51],[1]. Dans [38], Sari considère des coefficients de rendement variables.

Tout d'abord, nous voulons comprendre le lien entre les équilibres du modèle (3.4.1) ($h > 0$) et les équilibres du modèle (3.4.2) ($h = 0$). En mettant un instant de côté le sens biologique, nous permettons aux composantes x_i d'être négatives. Notons que cette hypothèse de travail est justifiable par le fait que, contrairement au cas sans recyclage, les plans $x_i = 0$ ne sont pas invariants. Les équilibres de (3.4.1) et (3.4.2) sont les suivants :

Équilibres de (3.4.1)	Caractéristiques de l'équilibre
$p_1 = (S_1^*, \frac{h}{k_1 - f_1(S_1^*)}, \frac{h}{k_2 - f_2(S_1^*)})$ positif,	$S_1^* < \Sigma_1 < \Sigma_2, S_1^* < 1,$
$p_2 = (S_2^*, \frac{h}{k_1 - f_1(S_2^*)}, \frac{h}{k_2 - f_2(S_2^*)})$ non positif,	$\Sigma_1 < S_2^* < \Sigma_2,$
$p_3 = (S_3^*, \frac{h}{k_1 - f_1(S_3^*)}, \frac{h}{k_2 - f_2(S_3^*)})$ non positif,	$\Sigma_1 < \Sigma_2 < S_3^*, S_3^* > 1.$

Équilibres de (3.4.2)

$$\begin{aligned} q_1 &= (\Sigma_1, \frac{DY_1}{k_1}(1 - \Sigma_1), 0), \\ q_2 &= (\Sigma_2, 0, \frac{DY_2}{k_2}(1 - \Sigma_2)), \\ q_3 &= (1, 0, 0) \text{ (lessivage du chemostat)}. \end{aligned}$$

où S^* est défini par

$$D(1 - S^*) - h \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(S^*)/Y_i}{k_i - f_i(S^*)} = 0. \quad (3.4.3)$$

Le théorème des fonctions implicites implique que l'équation (3.4.3) donne localement le graphe d'une fonction $S^* = S^*(h)$. Montrons comment les limites $\lim_{h \rightarrow 0} p_i(h), i = 1, 2, 3$ sont liées aux équilibres de (3.4.1).

De (3.4.3), nous avons

$$h(S^*) = D(S^* - 1)/(g_1(S^*) - g_2(S^*)), \quad (3.4.4)$$

où $g_1(S) = \frac{f_1(S)/Y_1}{f_1(S) - k_1}$ et $g_2(S) = -\frac{f_2(S)/Y_2}{f_2(S) - k_2}$.

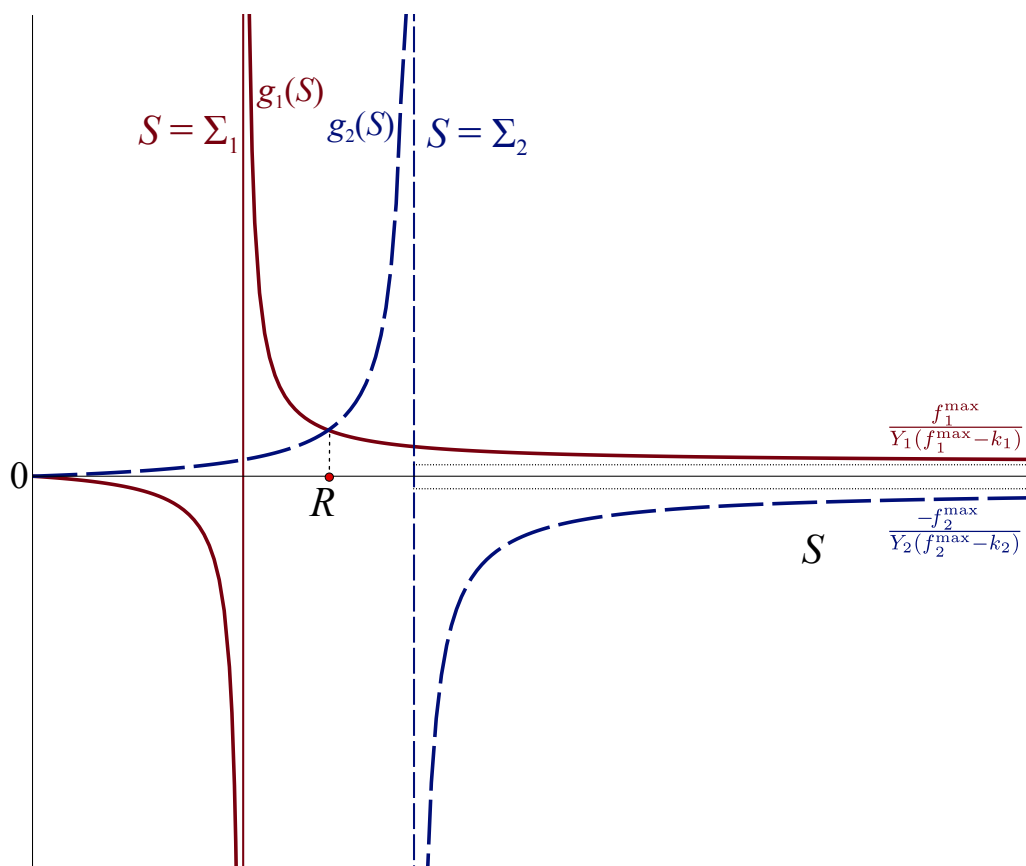


FIGURE 3.4.1: Signe de $g_1(S) - g_2(S)$

On trace le graphe de $g_1(S)$ et $g_2(S)$ sur les mêmes axes pour le cas d'une fonction de croissance de type Monod. On peut facilement vérifier que les graphes des fonctions générales $g_1(S)$ et $g_2(S)$ ont globalement le même aspect, (voir figure 3.4.1). Les deux graphes se coupent à l'intérieur du quadrant positif en un point unique d'abscisse $R \in]\Sigma_1, \Sigma_2[$, et le signe de $g_1(S^*) - g_2(S^*)$ est positif lorsque $S^* \in]\Sigma_1, R[\cup]\Sigma_2, +\infty[$ et négatif dans $]0, \Sigma_1[\cup]R, \Sigma_2[$.

Par différenciation implicite de (3.4.3) par rapport à S^* , la pente est donnée par

$$h'(S^*) = \frac{1}{g_1(S^*) - g_2(S^*)} \left(D + h(S^*) \sum_{i=1}^2 \frac{k_i f'_i(S^*) / Y_i}{(f_i(S^*) - k_i)^2} \right).$$

Les domaines pour lesquels $h > 0$ et le signe de h' , lorsque $h > 0$, peuvent se résumer dans le tableau suivant :

	$\Sigma_1 < \Sigma_2 < 1$	$\Sigma_1 < 1 < \Sigma_2$	$1 < \Sigma_1 < \Sigma_2$
$S_1^* < \Sigma_1 < \Sigma_2$ $S_1^* < 1$	$\overline{S_1^* < \Sigma_1}$ $h(S_1^*) \searrow$	$\overline{S_1^* < \Sigma_1}$ $h(S_1^*) \searrow$	$\overline{S_1^* < \Sigma_1}$ $h(S_1^*) \searrow$
$\Sigma_1 < S_2^* < \Sigma_2$	$\overline{R < S_2^* < \Sigma_2}$ $h(S_2^*) \searrow$	$\overline{\min(R, 1) < S_2^* < \max(R, 1)}$ $h(S_2^*) \searrow$ si $R > 1$ $h(S_2^*) \nearrow$ si $R < 1$	$\overline{R < S_2^* < \Sigma_2}$ $h(S_2^*) \searrow$
$\Sigma_1 < \Sigma_2 < S_3^*$ $S_3^* > 1$	$\overline{S_3^* > 1}$ $h(S_3^*) \nearrow$	$\overline{S_3^* > \Sigma_2}$ $h(S_3^*) \nearrow$	$\overline{S_3^* > \Sigma_2}$ $h(S_3^*) \nearrow$

TABLE 3.1: Les inégalités surlignées représentent les intervalles dans lesquels $h > 0$. Le signe \nearrow (resp. \searrow) désigne une fonction croissante (resp. décroissante). La première ligne du tableau indique la position de Σ_1, Σ_2 par rapport à 1, et la première colonne indique la position des premières composantes de p_1, p_2 et p_3 .

La lecture des colonnes du Tableau 3.1 permet de tracer les graphes de $h(S^*)$ dans les trois cas considérés. Les deux figures 3.4.2 et 3.4.4 expliquent comment les équilibres du système (3.4.1) tendent vers ceux de (3.4.2) quand h tend vers zéro. Par exemple, lorsque $\Sigma_1 < \Sigma_2 < 1$, l'équilibre positif p_1 du système (3.4.1) converge vers l'équilibre q_1 correspondant, dans le modèle du chemostat simple (3.4.2), à l'espèce avec le plus petit seuil de rentabilité. Les équilibres non positifs p_2 et p_3 tendent respectivement vers q_2 , pour lequel la première espèce disparaît, et vers

l'équilibre de lessivage q_3 . La conclusion est la même lorsque $\Sigma_1 < 1 < \Sigma_2$ mais p_2 converge vers l'équilibre de lessivage et p_3 converge vers q_2 . Les limites sont résumées dans le tableau 3.2.

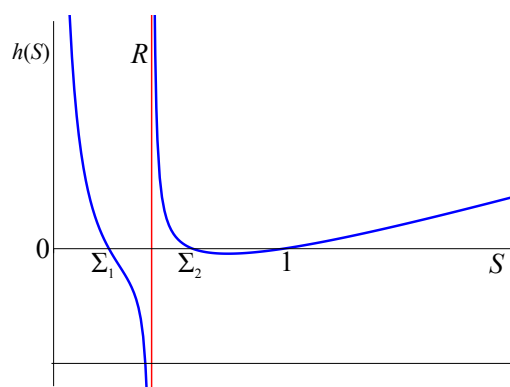


Figure 3.4.2: Le graphe de $h(S^*)$ dans le cas $\Sigma_1 < \Sigma_2 < 1$

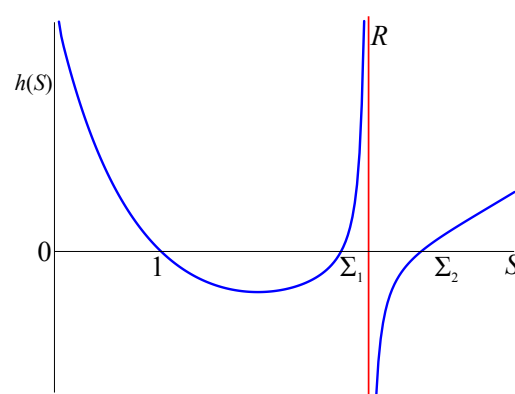


Figure 3.4.3: Le graphe de $h(S^*)$ dans le cas $1 < \Sigma_1 < \Sigma_2$

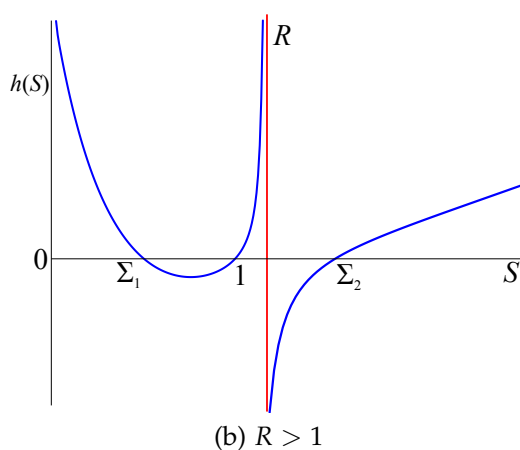
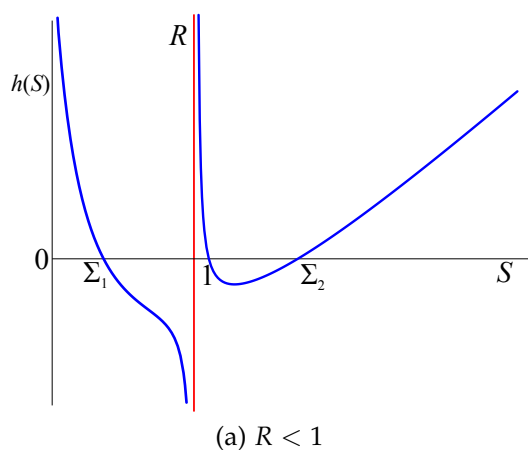


Figure 3.4.4: Le graphe de $h(S^*)$ dans le cas $\Sigma_1 < 1 < \Sigma_2$.

	$\Sigma_1 < \Sigma_2 < 1$	$\Sigma_1 < 1 < \Sigma_2$	$1 < \Sigma_1 < \Sigma_2$
$p_1(h) \xrightarrow{h \rightarrow 0}$	q_1	q_1	q_3
$p_2(h) \xrightarrow{h \rightarrow 0}$	q_2	q_3	q_1
$p_3(h) \xrightarrow{h \rightarrow 0}$	q_3	q_2	q_2

TABLE 3.2: Les limites de p_1 , p_2 , et p_3

Nous pouvons maintenant énoncer le résultat suivant :

Théorème 3.12. *Supposons que $\Sigma_1 < \Sigma_2$ et $\Sigma_1 < 1$, et considérons les solutions positives des équations (3.4.1) et (3.4.2). Si p_1 est globalement asymptotiquement stable pour le modèle (3.4.1), alors q_1 est globalement asymptotiquement stable pour le modèle (3.4.2).*

Démonstration. Nous avons expliqué comment $p_1 \rightarrow q_1$ lorsque $h \rightarrow 0^+$. D'autre part, les figures 3.4.2 et 3.4.4 peuvent être considérées comme des diagrammes de bifurcation. Nous pouvons observer que $h = 0$ n'est pas une valeur de bifurcation. La conclusion vient du fait que les équilibres q_2 et q_3 sont instables dans la direction positive, donc aucune trajectoire (strictement) positive ne peut converger vers l'un des deux. \square

Ce théorème est équivalent au problème ouvert mentionné précédemment, pour $n = 2$. Notons bien que nous n'avons résolu aucune des deux conjectures mais nous en tirerons un résultat dans le cadre des systèmes singulièrement perturbés dans le chapitre 4 (Théorème 4.8).

Deuxième partie

Perturbations dans le modèle avec recyclage

Un système chemostat singulièrement perturbé

En bio-mathématiques, les méthodes classiques de réduction des systèmes sont basées sur le principe de la conservation, qui joue un rôle important pour réduire les systèmes de dimension supérieure en un système limite simple à l'aide des théorèmes de séparation [40]. Malheureusement, le système étudié (3.1.1) n'a pas la propriété de conservation, ce qui rend le problème plus ardu. C'est d'ailleurs le principal obstacle à la démonstration de la conjecture énoncée dans la première partie y compris pour le cas sans recyclage. Notre objectif dans cette partie est de déduire la stabilité asymptotique globale de l'équilibre intérieur du modèle dans certains cas spécifiques, qui sont biologiquement plausibles. La théorie de la perturbation est un outil important pour la réduction des systèmes régulièrement ou singulièrement perturbés. Dans ce chapitre, nous considérons le cas d'un système singulièrement perturbé de type lent-rapide. A l'aide de la théorie géométrique des perturbations singulières nous montrons la stabilité asymptotique globale de l'équilibre positif pour un système avec deux espèces de micro-organismes. Nous montrons également que dans un système de chemostat sans recyclage singulièrement perturbé, l'équilibre correspondant à l'espèce avec le plus petit seuil de rentabilité est globalement asymptotiquement stable. Cela montre, en particulier, la conjecture du chemostat mentionnée dans [40, Chapitre 2, Sec. 4] pour $n = 2$. Nous présentons enfin, à titre indicatif, la méthode de la variété intrinsèque de faible dimension ILDM pour approximer les variétés lentes.

4.1 Systèmes lents-rapides

Dans ce paragraphe nous commençons par rappeler des résultats sur les systèmes singulièrement perturbés, et nous nous intéressons en particulier à des systèmes d'équations différentielles ordinaires dit *lents-rapides* dans le cadre de la théorie géométrique des perturbations singulières. Soit le système :

$$\begin{cases} \epsilon \dot{x} = \frac{dx}{dt} = f(x, y, \epsilon), \\ \dot{y} = \frac{dy}{dt} = g(x, y, \epsilon), \end{cases} \quad (4.1.1)$$

où $x \in \mathbb{R}^m$, $y \in \mathbb{R}^n$, $0 < \epsilon < \epsilon_0 \ll 1$. Les fonctions $f : \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n \times]0, \epsilon_0[\rightarrow \mathbb{R}^m$ et $g : \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n \times]0, \epsilon_0[\rightarrow \mathbb{R}^n$ sont supposées suffisamment régulières. Les composantes de x sont appelées *variables rapides*, celles de y sont appelées *variables lentes*.

En appliquant sur (4.1.1) le changement de variable temporel $\tau = t/\epsilon$, on obtient le système

$$\begin{cases} x' = \frac{dx}{d\tau} = f(x, y, \epsilon), \\ y' = \frac{dy}{d\tau} = \epsilon g(x, y, \epsilon). \end{cases} \quad (4.1.2)$$

Les systèmes (4.1.1) et (4.1.2) sont appelés, dans la théorie géométrique des perturbations singulières *système lent* et *système rapide*. Lorsque $\epsilon \rightarrow 0$, le système (4.1.1) se réduit au système

$$\begin{cases} 0 = f(x, y, 0), \\ \dot{y} = g(x, y, 0), \end{cases} \quad (4.1.3)$$

appelé *système lent réduit*, et le système (4.1.2) se réduit au système

$$\begin{cases} x' = f(x, y, 0), \\ y' = 0, \end{cases} \quad (4.1.4)$$

appelé *système rapide réduit*.

La dynamique lente peut être approchée par la dynamique du système algébro-différentiel (4.1.3) et est restreinte à la *variété critique*

$$\mathcal{C}_0 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n, f(x, y, 0) = 0\}.$$

Durant les années 1950, Tikhonov [45] a établi une bonne approximation du flot perturbé du système original par la dynamique lente. Plus tard, Neil Fenichel dans

l'article [6] présente des résultats plus précis sur le comportement asymptotique de la dynamique perturbée à l'aide de la théorie des variétés invariantes.

Définition 4.1. Une sous-variété $\mathcal{M}_0 \subset \mathcal{C}_0$ est dite *normalement hyperbolique* si toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne $D_x f(x_0, y_0, 0)$ de la dynamique rapide par rapport à la variable rapide x ont une partie réelle non nulle pour tout $(x_0, y_0) \in \mathcal{M}_0$. De plus, si toutes les parties réelles sont strictement négatives, nous dirons que \mathcal{M}_0 est attractive.

Définition 4.2. Une sous-variété $\mathcal{S} \subset \mathbb{R}^N$ est *localement invariante* sous le flot de (4.1.1) si pour tout point $p \in \mathcal{S} \setminus \partial\mathcal{S}$, il existe deux instants $t_1(p) < 0 < t_2(p)$ tels que pour tout $t \in [t_1, t_2]$, $\phi_t(p) \in \mathcal{S}$ où ϕ_t représente le flot associé au système (4.1.1).

Théorème 4.3 ([6, 23] Premier théorème de la variété invariante de Fenichel). *Supposons que $\mathcal{M}_0 \subset \mathcal{C}_0$ est une sous-variété compacte normalement hyperbolique et que f et g sont régulières. Alors, pour tout $\epsilon > 0$ assez petit, il existe une variété \mathcal{M}_ϵ (dite variété lente) $O(\epsilon)$ -proche de \mathcal{M}_0 , qui est localement invariante pour le système (4.1.1) et difféomorphe à \mathcal{M}_0 .*

En général, la théorie de Fenichel assure l'invariance locale; cela est dû au fait que \mathcal{M}_ϵ pourrait avoir une frontière. Dans notre cas (voir les résultats du paragraphe 4.2), la variété critique n'a pas de frontière autre que le bord du domaine de définition, donc \mathcal{M}_ϵ est invariante.

Remarquons que si \mathcal{M}_0 est normalement hyperbolique, le théorème des fonctions implicites assure que la variété \mathcal{M}_0 est localement le graphe d'une fonction de classe au moins C^2 . Supposons qu'il existe un compact $K \subset \mathbb{R}^n$ simplement connexe, et une fonction h^0 , définie pour $y \in K$ telle que $\mathcal{M}_0 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n, x = h^0(y)\}$.

Dans le cas où la variété critique est attractive, c'est-à-dire quand les valeurs propres de la matrice Jacobienne $D_x f(x_0, y_0, 0)$ de la dynamique rapide ont une partie réelle strictement négative pour tout $(x_0, y_0) \in \mathcal{M}_0$, le théorème précédent implique alors que toute variété critique attractive persiste sous de petites perturbations en une variété invariante attractive. Plus précisément :

Théorème 4.4 ([23, Théorème 2]). *Supposons que $\mathcal{M}_0 \subset \mathcal{C}_0$ est une sous-variété attractive à bord, telle que $\mathcal{M}_0 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n; x = h^0(y), y \in K\}$. Soit l'équation*

$$\dot{y} = g(h^0(y), y, 0). \quad (4.1.5)$$

Alors, pour tout $\epsilon > 0$ assez petit, il existe une fonction $h^\epsilon(y)$ définie pour $y \in K$ telle que $\mathcal{M}_\epsilon = \{(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n; x = h^\epsilon(y), y \in K\}$ est une variété invariante attractive à bord (\mathcal{M}_ϵ attire les trajectoires voisines exponentiellement rapidement) et régulière en ϵ . Soit l'équation

$$\dot{y} = g(h^\epsilon(y), y, \epsilon). \quad (4.1.6)$$

Alors, les solutions du système réduit de Fenichel (4.1.6) défini sur la variété \mathcal{M}_ϵ sont $O(\epsilon)$ -proches des solutions du système réduit (4.1.5) sur \mathcal{M}_0 .

Ce résultat nous assure que certaines solutions vivent sur une surface \mathcal{M}_ϵ $O(\epsilon)$ -proche de la variété \mathcal{M}_0 telle que

$$h^\epsilon(y) = h^0(y) + O(\epsilon) \text{ uniformément par rapport à } y \in K.$$

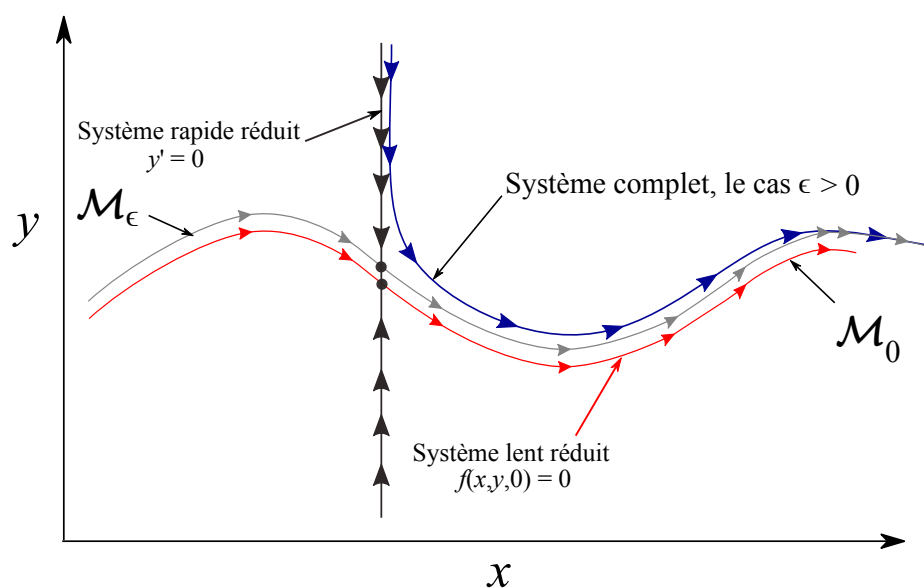


FIGURE 4.1.1: Évolution d'une solution d'un système singulièrement perturbé au voisinage d'une variété lente attractive.

Soit (x^*, y^*) un équilibre du système lent réduit (4.1.3), i.e. $f(x^*, y^*, 0) = 0$ et $g(x^*, y^*, 0) = 0$. Alors, le théorème suivant (un cas spécial du théorème 2 dans [21]) nous aide à caractériser la dynamique du système (4.1.1) au voisinage de la variété critique.

Théorème 4.5. *Supposons que*

1. La variété critique \mathcal{M}_0 est localement le graphe d'une fonction $x = h^0(y)$, telle que $f(h^0(y), y, 0) = 0$.
2. $f(x, y, \epsilon)$ et $g(x, y, \epsilon)$ ont une dérivée continue et bornée par rapport à x, y et ϵ .
3. Le système $\frac{dy}{dt} = g(h^0(y), y, 0)$ possède un équilibre globalement asymptotiquement stable y^* avec $x^* = h^0(y^*)$. Toutes les valeurs propres de la matrice

$$(D_y g - D_x g (D_x f)^{-1} D_y f)(x^*, y^*, 0)$$

ont une partie réelle strictement négative.

4. L'équilibre du système $\frac{dx}{dt} = f(h^0(\xi) + x, \xi, 0)$ est globalement asymptotiquement stable pour tout ξ .
5. Les valeurs propres de la matrice $(D_x f)(x^*, y^*, 0)$ ont une partie réelle strictement négative.

Si le système perturbé (4.1.1) possède un équilibre localement asymptotiquement stable, alors il est globalement asymptotiquement stable pour ϵ assez petit.

4.2 Réduction d'un modèle chemostat singulièrement perturbé

Théoriquement, dans ce paragraphe, nous voulons réduire l'analyse de la stabilité du système (3.1.1) à une dimension inférieure en utilisant une analyse de perturbation. Toutefois, pour y parvenir, il est nécessaire d'introduire un paramètre ϵ dans les équations dynamiques. Cela peut se faire artificiellement en multipliant par ϵ . Néanmoins, nous avons essayé de donner un exemple d'une justification biologiquement vraisemblable.

Cela pourrait être réalisé en considérant un grand taux de dilution et des coefficients de rendement faibles dans le modèle (voir par exemple [49, P. 72, Fig 3.3.7] pour plus d'explications). Plus précisément, nous prenons $Y_i = \epsilon \bar{Y}_i$ et $\bar{D} = \epsilon D$ avec $0 < \epsilon \ll 1$. Pour une culture de trois espèces de micro-organismes cela conduit à un système donné par

$$\begin{cases} \epsilon \dot{S} = \bar{D}(1 - S) - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{\bar{Y}_i} f_i(S) x_i = G(S, x_1, x_2, x_3), \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - k_i) x_i, \end{cases} \quad i = \overline{1, 3}. \quad (4.2.1)$$

Dans ce paragraphe nous étudions le comportement asymptotique du système au voisinage du point d'équilibre. Par la proposition 3.1, ce système possède un point fixe unique positif

$$X^* = (S^*, x_1^*, x_2^*, x_3^*)$$

qui, en fait, ne dépend pas de ϵ dans ce cas. En posant $\epsilon = 0$ dans le système ci-dessus, nous obtenons

$$\begin{cases} 0 = \bar{D}(1 - S) - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{\bar{Y}_i} f_i(S) x_i =: G(S, x_1, x_2, x_3), \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - k_i) x_i, \end{cases} \quad i = \overline{1, 3}. \quad (4.2.2)$$

La dérivée partielle de la fonction G par rapport à S est

$$G_S = -\bar{D} - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{\bar{Y}_i} f'_i(S) x_i < 0 \quad (4.2.3)$$

pour tout $(S, x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}_+^4$. Le théorème des fonctions implicites affirme l'existence d'une fonction régulière $S = \psi(x_1, x_2, x_3)$ définie sur tout compact K de \mathbb{R}_+^3 contenant l'attracteur global dans son intérieur, telle que

$$G(\psi(x_1, x_2, x_3), x_1, x_2, x_3) = 0, \quad (4.2.4)$$

où K définie par la bornitude des solutions du modèle. D'autre part, l'inégalité (4.2.3) montre que la variété critique

$$\mathcal{M}_0 = \{(S, x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}_+^4, S = \psi(x_1, x_2, x_3), (x_1, x_2, x_3) \in K\}$$

est attractive, et donc le premier Théorème de Fenichel 4.3 assure l'existence d'une variété attractive $\mathcal{M}_\epsilon = \{(S, x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}_+^4, S = \psi_\epsilon(x_1, x_2, x_3)\}$, qui est invariante sous le flot de (4.2.1) et $O(\epsilon)$ -proche de la variété \mathcal{M}_0 .

Sur \mathcal{M}_ϵ la dynamique lente se découple de la dynamique rapide et alors nous

pouvons restreindre l'étude au problème régulièrement perturbé

$$\dot{x}_i = h_i + (f_i(\psi_\epsilon(x_1, x_2, x_3)) - k_i) x_i, \quad i = \overline{1, 3}. \quad (4.2.5)$$

Lorsque ϵ tend vers 0 dans (4.2.5), on obtient un système compétitif de trois dimensions

$$\dot{x}_i = h_i + (f_i(\psi) - k_i) x_i, \quad i = \overline{1, 3}. \quad (4.2.6)$$

Nous avons vu que ce système admettait un point fixe positif (x_1^*, x_2^*, x_3^*) tel que $S^* = \psi(x_1^*, x_2^*, x_3^*)$.

Maintenant, si nous dérivons implicitement l'équation (4.2.4) par rapport à $x_1, x_2,$ et $x_3,$ nous obtenons

$$-\bar{D} \frac{\partial \psi}{\partial x_j} - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{\bar{Y}_i} \frac{\partial \psi}{\partial x_j} f'_i(S) x_i - \frac{1}{\bar{Y}_j} f_j(S) = 0, \quad j = 1, 2, 3.$$

Ceci nous donne

$$\psi_{x_j} = \frac{\partial \psi}{\partial x_j} = - \frac{\frac{1}{\bar{Y}_j} f_j(S)}{\bar{D} + \sum_{i=1}^3 \frac{1}{\bar{Y}_i} f'_i(S) x_i} \leq 0, \quad j = 1, 2, 3.$$

La matrice Jacobienne de (4.2.6) à l'équilibre (x_1^*, x_2^*, x_3^*) est donnée par

$$J_{(x_1^*, x_2^*, x_3^*)} = - \begin{pmatrix} a_{11} + \alpha_1 & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} + \alpha_2 & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} + \alpha_3 \end{pmatrix},$$

où

$$a_{ij} = -f'_i(S^*) x_i^* \psi_{x_j}(x_1^*, x_2^*, x_3^*) > 0 \text{ et } \alpha_i = \frac{h_i}{x_i^*}.$$

Premièrement, pour simplifier les calculs remarquons que $a_{ij} a_{mn} = a_{in} a_{mj}$ (en particulier, $a_{ij} a_{ji} = a_{ii} a_{jj}$). Le polynôme caractéristique de la Jacobienne ci-dessus est

$$p(\lambda) = \lambda^3 + b_1 \lambda^2 + b_2 \lambda + b_3,$$

où,

$$\begin{aligned} b_1 &= a_{11} + a_{22} + a_{33} + \alpha_1 + \alpha_2 + \alpha_3, \\ b_2 &= \alpha_1(\alpha_2 + \alpha_3 + a_{22} + a_{33}) + \alpha_2(\alpha_3 + a_{11} + a_{33}) + \alpha_3(a_{11} + a_{22}), \\ b_3 &= \alpha_1\alpha_2(\alpha_3 + a_{33}) + \alpha_3(\alpha_1a_{22} + \alpha_2a_{11}). \end{aligned}$$

Par le Critère de Routh-Hurwitz [9], les racines de p ont des parties réelles négatives si et seulement si tous les déterminants de Hurwitz sont strictement positifs. Les coefficients b_1 et b_3 sont strictement positifs, et

$$\begin{aligned} \begin{vmatrix} b_1 & 1 \\ b_3 & b_2 \end{vmatrix} &= b_1b_2 - b_3 \\ &= b_1(\alpha_1(\alpha_2 + \alpha_3 + a_{22} + a_{33}) + \alpha_2(\alpha_3 + a_{11} + a_{33}) \\ &\quad + \alpha_3(a_{11} + a_{22})) - \alpha_1\alpha_2(\alpha_3 + a_{33}) - \alpha_3(\alpha_1a_{22} + \alpha_2a_{11}) \\ &= b_1(\alpha_1(\alpha_2 + a_{22} + a_{33}) + \alpha_2(\alpha_3 + a_{11})) + b_1(\alpha_1\alpha_3 + \alpha_2a_{33} + \alpha_3(a_{11} + a_{22})) \\ &\quad - \alpha_1\alpha_2(\alpha_3 + a_{33}) - \alpha_3(\alpha_1a_{22} + \alpha_2a_{11}) \\ &= b_1(\alpha_1(\alpha_2 + a_{22} + a_{33}) + \alpha_2(\alpha_3 + a_{11})) + \alpha_1\alpha_3(b_1 - \alpha_2) \\ &\quad + \alpha_2a_{33}(b_1 - \alpha_1) + \alpha_3a_{11}(b_1 - \alpha_2) + \alpha_3a_{22}(b_1 - \alpha_1) \\ &= b_1(\alpha_1(\alpha_2 + a_{22} + a_{33}) + \alpha_2(\alpha_3 + a_{11})) \\ &\quad + (\alpha_2a_{11} + \alpha_3a_{22})(b_1 - \alpha_1) + \alpha_3(\alpha_1 + a_{11})(b_1 - \alpha_2) > 0. \end{aligned}$$

Ainsi, le point d'équilibre (x_1^*, x_2^*, x_3^*) est localement asymptotiquement stable pour le système (4.2.6). D'après la théorie de persistance de Fenichel (Jones [23, Théorème 1 et 2]) et la théorie classique de perturbation régulière, les orbites sur la variété invariante \mathcal{M}_ϵ , pour ϵ assez petit, sont difféomorphes à celles qui sont sur la variété critique \mathcal{M}_0 pour $(x_1, x_2, x_3) \in K$, et

$$\hat{X}_\epsilon(t) = X_0(t) + O(\epsilon) \tag{4.2.7}$$

où $X = (x_1, x_2, x_3)$ et $\hat{X}_\epsilon(t)$, $X_0(t)$ sont respectivement solutions de (4.2.5) et (4.2.6). L'approximation est uniforme par rapport à $t \geq 0$ pour $X_0(0)$ dans le bassin d'attraction de (x_1^*, x_2^*, x_3^*) . Le point d'équilibre (x_1^*, x_2^*, x_3^*) est hyperbolique par rapport à (4.2.6) donc il reste hyperbolique par une petite perturbation pour le système régulièrement perturbé (4.2.5). Cela montre que pour des ϵ suffisamment petits,

l'équilibre (x_1^*, x_2^*, x_3^*) est localement asymptotiquement stable pour le système régulièrement perturbé (4.2.5). Puisque la variété \mathcal{M}_ϵ est attractive, toute trajectoire proche de \mathcal{M}_ϵ converge exponentiellement vite vers une orbite de (4.2.5). Plus précisément, soit $(S_\epsilon(t), X_\epsilon(t))$ une solution de (4.2.1) avec une conditions initiale $(S_\epsilon(0), X_\epsilon(0))$. Il existe une solution particulière $\hat{X}(t)$ pour le système régulièrement perturbé (4.2.5), $\alpha > 0$ et $k > 0$ (voir [27, Théorème 2]) tels que

$$\|(S_\epsilon(t), X_\epsilon(t)) - (\psi_\epsilon(\hat{X}_\epsilon(t)), \hat{X}_\epsilon(t))\| \leq \alpha \|(S_\epsilon(0), X_\epsilon(0)) - (\psi_\epsilon(\hat{X}_\epsilon(0)), \hat{X}_\epsilon(0))\| e^{-kt/\epsilon}.$$

Par conséquent, la limite du membre de gauche lorsque t tend vers $+\infty$ est nulle. Ceci, avec l'approximation (4.2.7), nous donne

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (S_\epsilon(t), X_\epsilon(t)) = \lim_{t \rightarrow +\infty} (\psi_\epsilon(\hat{X}_\epsilon(t)), \hat{X}_\epsilon(t)) = (S^*, x_1^*, x_2^*, x_3^*),$$

à condition que $\hat{X}_\epsilon(0)$ se trouve dans le bassin d'attraction (x_1^*, x_2^*, x_3^*) . Par conséquent, l'équilibre $X^* = (S^*, x_1^*, x_2^*, x_3^*)$ (point d'intersection de la variété critique avec la variété invariante lente) est localement asymptotiquement stable pour le système perturbé (4.2.1).

Nous venons d'établir le résultat suivant

Théorème 4.6. *Pour ϵ suffisamment petit, le modèle singulièrement perturbé (4.2.1) de dimension 4 possède un point d'équilibre unique positif qui est localement asymptotiquement stable.*

La même conclusion, mais en terme de stabilité asymptotique globale, peut être tirée pour le cas d'un système avec deux espèces de microorganismes

$$\begin{cases} \epsilon \dot{S} = \bar{D}(1 - S) - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - k_i) x_i, \quad i = 1, 2. \end{cases} \quad (4.2.8)$$

On obtient un système à deux dimensions

$$\dot{x}_i = h_i + (f_i(\varphi_\epsilon(x_1, x_2)) - k_i) x_i, \quad i = 1, 2, \quad (4.2.9)$$

qui est une perturbation régulière de

$$\dot{x}_i = h_i + (f_i(\varphi(x_1, x_2)) - k_i) x_i =: \rho_i(x_1, x_2), \quad i = 1, 2. \quad (4.2.10)$$

La matrice Jacobienne du système (4.2.10) au point (x_1^*, x_2^*) s'écrit

$$J_{(x_1^*, x_2^*)} = - \begin{pmatrix} a_{11} + \alpha_1 & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} + \alpha_2 \end{pmatrix}$$

où

$$a_{ij} = -f'_i(S^*) x_i^* \varphi_{x_j}(x_1^*, x_2^*) > 0 \text{ et } \alpha_i = \frac{h_i}{x_i^*}.$$

Le déterminant de $J_{(x_1^*, x_2^*)}$ est donné par

$$\det(J) = (-1)^2(\alpha_1 a_{22} + \alpha_2 a_{11} + a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) = \alpha_1 a_{22} + \alpha_2 a_{11} > 0,$$

et puisque la trace est strictement négative, le point d'équilibre (x_1^*, x_2^*) est localement asymptotiquement stable.

Utilisons maintenant le critère de Dulac-Bendixson avec une fonction

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

définie sur le cône positif, donc

$$\frac{\partial}{\partial x_1}(\theta \rho_1) + \frac{\partial}{\partial x_2}(\theta \rho_2) = \theta(x_1, x_2) \sum_{i=1}^2 (\varphi_{x_i} f'_i(\varphi(x_1, x_2)) x_i - \frac{h_i}{x_i}) < 0,$$

où

$$\varphi_{x_j} = \frac{\partial \varphi}{\partial x_j} = - \frac{\frac{1}{Y_j} f_j(S)}{\bar{D} + \sum_{i=1}^2 \frac{1}{Y_i} f'_i(S) x_i} \leq 0, \quad j = 1, 2.$$

Puisque le cône positif est invariant, le critère exclut la possibilité d'orbites périodiques pour (4.2.10), et comme les solutions sont bornées, la stabilité asymptotiquement de (x_1^*, x_2^*) est globale par le Théorème de Poincaré-Bendixson. En outre, toutes les conditions du Théorème 4.5 sont satisfaites. Cela confirme que l'équilibre $X^* = (S^*, x_1^*, x_2^*)$ du système (4.2.8) est globalement asymptotiquement stable.

Remarque 4.7. Sans l'utilisation du critère de Dulac, comme le système planaire (4.2.10) est compétitif, on pouvait conclure directement que les solutions convergent vers l'équilibre intérieur [19, théorème 3.22].

Nous avons ainsi le théorème suivant :

Théorème 4.8. *Pour ϵ suffisamment petit, le modèle singulièrement perturbé (4.2.8) de dimension 3 est uniformément persistant autour d'un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable.*

Ce théorème nous permet, à la lumière de la discussion du problème ouvert du paragraphe 3.4, d'énoncer le résultat d'exclusion compétitive du modèle de chemostat simple singulièrement perturbé avec fonctions de croissance monotones et taux de prélèvement distincts :

Théorème 4.9. *Supposons que, pour $i = 1, 2$, les fonctions de croissance $f_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont continûment différentiables et strictement croissantes, avec $f_i(0) = 0$. Considérons le problème singulièrement perturbé*

$$\begin{cases} \epsilon \dot{S} = D(1 - S) - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i = (f_i(S) - k_i) x_i, \end{cases} \quad i = \overline{1, 2} \quad (4.2.11)$$

et supposons que $\Sigma_1 < \Sigma_2$ et $\Sigma_1 < 1$. Alors, pour tout $\epsilon > 0$ assez petit, toute solution positive $(S(t), x_1(t), x_2(t))$ de (4.2.11) converge vers l'équilibre $q_1 = (\Sigma_1, \frac{DY_1}{k_1}(1 - \Sigma_1), 0)$.

Notons que la procédure de réduction à l'aide de la théorie de perturbation singulière du théorème 4.8 si on l'applique au système 4.2.11 ne nous donne que des approximations en temps fini (problème d'équilibres au bord).

Nous donnons quelques simulations numériques qui illustrent la robustesse de la stabilité lorsque ϵ augmente.

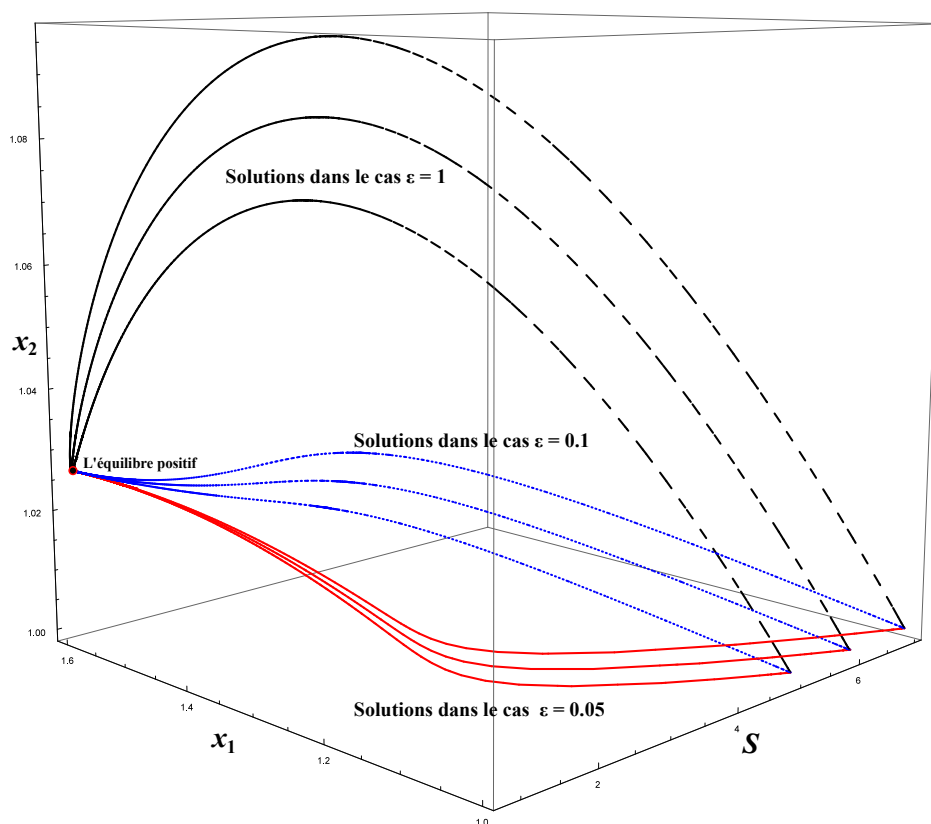


FIGURE 4.2.1: Portrait de phase du système (4.2.8) pour différentes valeurs de ϵ , suivant les entrées $f_1(S) = \frac{\mu_{\max}^1 S}{k_S^1 + S}$, $f_2(S) = \frac{\mu_{\max}^2 S}{k_S^2 + S}$, $k_S^1 = 50$, $k_S^2 = 45$, $\mu_{\max}^1 = 0.3$, $\mu_{\max}^2 = 0.4$, $\bar{Y}_1 = 0.5$, $\bar{Y}_2 = 0.4$, $k_1 = 0.1$, $k_2 = 0.2$, $\bar{D} = 0.15$, $h_1 = 0.15$, $h_2 = 0.2$. Les simulations numériques montrent que le même équilibre intérieur est globalement asymptotiquement stable.

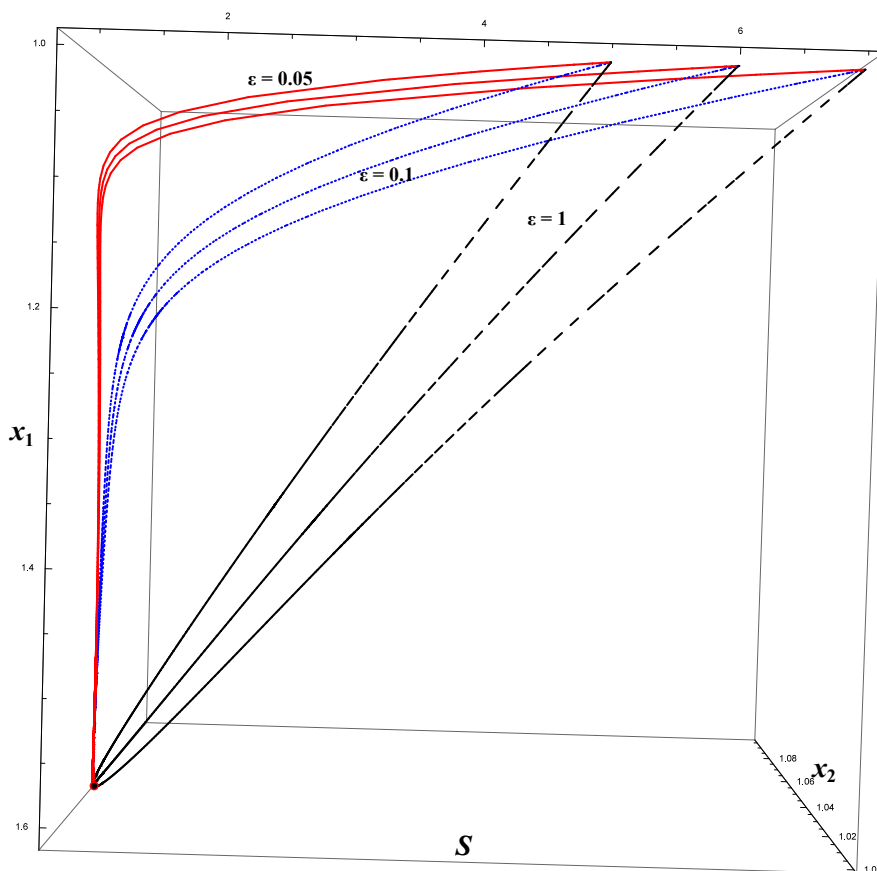


FIGURE 4.2.2: Cet angle de vue de la figure 4.2.1 montre la disparition de la couche limite (la région de changement rapide en $X_\epsilon(t) = (S_\epsilon(t), x_1^\epsilon(t), x_2^\epsilon(t), x_3^\epsilon(t))$ près de la variété lente) lorsque ϵ augmente.

4.3 Le modèle chemostat dans le cas d'un taux de dilution élevé

Soit \bar{D} un nombre réel positif petit par rapport au taux de dilution D (i.e $\bar{D} = \epsilon D$ et $0 < \epsilon \ll 1$). Dans ce cas, le système (3.1.1) prend une forme lente-rapide

$$\begin{cases} \epsilon \dot{S} = \bar{D} (1 - S) - \epsilon \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} f_i(S) x_i = F_\epsilon(S, x_1, \dots, x_n) \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - k_i) x_i \end{cases} \quad i = \overline{1, n} \quad (4.3.1)$$

En posant $\epsilon = 0$, on obtient :

$$\begin{cases} 0 = \bar{D}(1 - S) \\ \dot{x}_i = h_i + (f_i(S) - k_i)x_i \quad i = \overline{1, n} \end{cases} \quad (4.3.2)$$

La variété critique est donnée par $\mathcal{M}_0 = \{(S, x_1, \dots, x_n) : S = 1\}$. Il est clair que

$$\frac{\partial F_0}{\partial S} |_{\mathcal{M}_0} = -\bar{D} < 0,$$

alors la variété critique $S = 1$ est uniformément attractive. Le Théorème de Fenichel implique l'existence d'une variété lente invariante pour (4.3.1) $O(\epsilon)$ -proche de \mathcal{M}_0 . De plus, les solutions du système perturbé sont $O(\epsilon)$ -voisinage des solutions du système réduit (4.3.2). Ainsi, (4.3.1) se réduit à la dynamique

$$\dot{x}_i = h_i + (f_i(1) - k_i)x_i \quad i = \overline{1, n}. \quad (4.3.3)$$

Lorsque $\Sigma_i > 1$ pour tout $i = \overline{1, n}$, on observe que le point fixe unique positif

$$\left(\frac{h_1}{k_1 - f_1(1)}, \dots, \frac{h_n}{k_n - f_n(1)} \right)$$

de système (4.3.3) est globalement exponentiellement stable au voisinage d'une variété invariante, et donc tous les trajectoires de (4.3.1) contenues dans le quadrant positif tendent asymptotiquement vers un point d'équilibre $O(\epsilon)$ -proche de $(1, \frac{h_1}{k_1 - f_1(1)}, \dots, \frac{h_n}{k_n - f_n(1)})$.

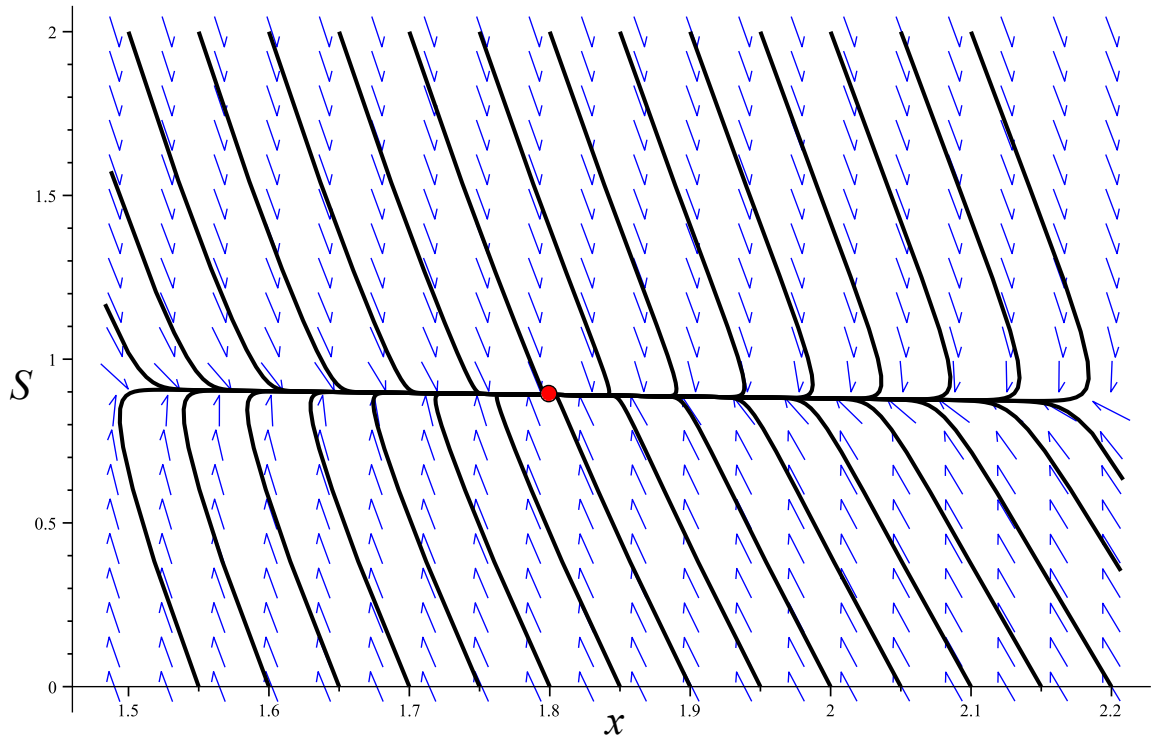


FIGURE 4.3.1: Portrait de phase du système $\epsilon \dot{S} = \bar{D}(1 - S) - \frac{\epsilon}{Y} \mu(S)x$, $\dot{x} = h + (\mu(S) - k)x$ avec plusieurs trajectoires pour $\epsilon = 0.05$. Ici, $\mu(S) = \frac{\mu_{\max} S}{k_S + S}$, $k_S = 5$, $\mu_{\max} = 0.4$, $Y = 0.8$, $k_d = 0.8$, $\bar{D} = 0.5$, $h = 0.5$, $\Sigma := k_S k / (\mu_{\max} - k) = 1.25 > 1$. À partir des trajectoires tracées, nous voyons que les solutions convergent exponentiellement vite vers la variété lente, puis continuent lentement vers le point d'équilibre, ce qui prouve une fois de plus que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable.

4.4 ILDM du modèle chemostat avec recyclage

La méthode de la variété intrinsèque de dimension réduite ILDM (intrinsic low-dimensional manifold en anglais) a été à l'origine proposée par Maas et Pope en 1992 [26]. Cette méthode a été complétée et développée ultérieurement par Kaper dans [24]. Elle permet entre autres d'obtenir une approximation de la variété lente. La méthode ILDM est basée sur l'analyse spectrale de la matrice Jacobienne.

4.4.1 Principe de la méthode ILDM

Considérons le système dynamique suivant

$$\dot{z} = F(z),$$

où $F : \mathbb{R}^{m+n} \rightarrow \mathbb{R}^{m+n}$ est supposée continument dérivable par rapport à z .

Supposons que les valeurs propres du Jacobien $\mathbf{J} = DF(z)$ sont triées par ordre croissant en module (sans perte de généralités) $|\lambda_i| \geq |\lambda_j|$ si $i > j$. Supposons, en outre, que l'ensemble des valeurs propres est divisé en deux parties,

$$\begin{aligned}\sigma_s &= \{\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n\}, \\ \sigma_f &= \{\lambda_{n+1}, \dots, \lambda_{n+m}\},\end{aligned}$$

telles que $|\lambda_s| / |\lambda_f| \ll 1$ pour tous $\lambda_s \in \sigma_s$ et $\lambda_f \in \sigma_f$. Le sous-espace vectoriel associé aux valeurs propres de σ_s est appelé sous-espace lent et est noté E_s , et les autres vecteurs propres engendrent le sous-espace rapide E_f .

La variété intrinsèque de faible dimension ILDM est le lieu des points $z \in \mathbb{R}^{m+n}$ vérifiant $F(z) \in E_s(z)$. La méthode utilise une décomposition de Schur (A.8) de la matrice Jacobienne.

Soit

$$\mathbf{T} = \begin{pmatrix} T_s & T_{sf} \\ 0 & T_f \end{pmatrix},$$

$$T_s = \begin{pmatrix} \lambda_1 & b_{1,2} & \cdots & b_{1,n} \\ 0 & \lambda_2 & & b_{2,n} \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix} \in \mathbb{C}^{n,n}, \quad T_f = \begin{pmatrix} \lambda_{n+1} & b_{1,n+2} & \cdots & b_{1,n+m} \\ 0 & \lambda_{n+2} & & b_{2,n+m} \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_{n+m} \end{pmatrix} \in \mathbb{C}^{m,m},$$

Il existe une matrice unitaire \mathbf{Q} donnée par

$$\mathbf{Q} = \begin{pmatrix} Q_s & Q_f \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} | & & | & & | & & | \\ q_1 & \cdots & q_n & , & q_{n+1} & \cdots & q_{n+m} \\ | & & | & & | & & | \end{pmatrix} \in \mathbb{C}^{n+m,n+m},$$

où q_i est le vecteur propre associé à la valeur propre λ_i , et telle que

$$\mathbf{J} = \mathbf{Q} \cdot \mathbf{T} \cdot \mathbf{Q}^*,$$

où

$$\mathbf{Q}^* = \begin{pmatrix} Q_s^* \\ Q_f^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} - & q_1^* & - \\ & \vdots & \\ - & q_n^* & - \\ & & \\ - & q_{n+1}^* & - \\ & \vdots & \\ - & q_{n+m}^* & - \end{pmatrix} \in \mathbb{C}^{n+m, n+m}.$$

Les n colonnes de Q_s forment une base orthogonale pour le sous-espace lent E_s , tandis que les m vecteurs de Q_f forment une base orthogonale pour le complément orthogonal E_s^\perp . Le champs de vecteur $F(z) \in E_s(z)$ si et seulement si

$$Q_f^* \cdot F = 0, \quad (4.4.1)$$

et cette équation définit la surface ILDM. Il est de plus possible de définir des problèmes réduits de dimension n sur l'ILDM.

4.4.2 Application à un modèle de chemostat avec recyclage

Dans ce paragraphe nous voulons trouver une ILDM pour le système (3.2.1) dans le cas d'une seule espèce de micro-organisme ; on suppose que $Y = 1$;

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - f(S) x, \\ \dot{x} = h + (f(S) - k) x. \end{cases} \quad (4.4.2)$$

La matrice jacobienne est donnée par

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -D - f'(S)x & -f(S) \\ xf'(S) & f(S) - k \end{pmatrix},$$

d'où

$$P(\lambda) \equiv \frac{1}{D}\lambda^2 - b\lambda + c,$$

où

$$b = -\frac{1}{D}(f'(S)x - f(S) + k) - 1, \quad c = \frac{k}{D}f'(S)x - (f(S) - k).$$

$$\lambda_1 = \frac{D}{2}(b + \sqrt{b^2 - \frac{4c}{D}}), \quad \lambda_2 = \frac{D}{2}(b - \sqrt{b^2 - \frac{4c}{D}}).$$

Les vecteurs propres associés aux valeurs propres sont

$$v_1 = \left(1, \frac{f(S)}{\lambda_2 - (f(S) - k)}\right)^T, \quad v_2 = \left(1, \frac{f(S)}{\lambda_1 - (f(S) - k)}\right)^T.$$

On remarque que si $\frac{1}{D}$ est proche de zéro, alors $|\lambda_2| \ll |\lambda_1|$. Donc le sous espace lent E_s est engendré par v_2 . Les vecteurs v_2 et (\dot{S}, \dot{x}) sont linéairement dépendants si le déterminant

$$\begin{vmatrix} \dot{S} & \dot{x} \\ v_{21} & v_{22} \end{vmatrix} = 0, \quad (4.4.3)$$

ce qui signifie que le rang de la matrice est inférieur à 2.

Calculons (4.4.3). Il en résulte alors que $\text{ILD}M = \{(S, x) \in \mathbb{R}_+^2; \frac{f(S)(D(1-S) - \frac{1}{D}f(S)x)}{\lambda_1 - (f(S) - k)} - h - (f(S) - k)x = 0, \lambda_1 = \frac{D}{2}(b + \sqrt{b^2 - \frac{4c}{D}})\}$.

4.4.3 ILDM pour les systèmes lents-rapides

Le résultat suivant donne, à titre indicatif, l'erreur commise en remplaçant la variété lente de Fenichel d'un système lent-rapide par l'ILD

D'après le théorème 4.4, le système (4.1.1) possède une variété lente définie par une fonction $h^\epsilon(y)$, telle que

$$x = h^\epsilon(y) = \sum_k h_k(y)\epsilon^k, \quad (4.4.4)$$

dans le cas où h^ϵ est analytique en ϵ , et la variété critique est donnée par $\mathcal{M}_0 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n, x = h_0(y)\}$.

Considérons le champ de vecteurs du système (4.1.1) et sa matrice Jacobienne

$$G = \begin{pmatrix} \frac{1}{\epsilon} f \\ g \end{pmatrix}, \quad J = \begin{pmatrix} \frac{1}{\epsilon} D_x f & \frac{1}{\epsilon} D_y f \\ D_x g & D_y g \end{pmatrix},$$

où la matrice carrée $D_y g$ de dimension $n \times n$ représente la matrice des dérivées partielles $\frac{\partial g_i}{\partial y_j}$, $D_x f$ est de dimension $m \times m$, $D_x g$ est de dimension $n \times m$ et $D_y f$ est de dimension $m \times n$.

Les valeurs propres de J se divisent en deux groupes : n valeurs propres avec partie réelle négative $O(1)$ et m valeurs propres avec partie réelle négative $O(\frac{1}{\epsilon})$. Le sous-espace vectoriel associé aux valeurs propres $O(1)$ est le sous-espace lent E_s , et les autres vecteurs propres engendrent le sous-espace rapide E_f . La surface ILDM est donnée par

$$\text{ILDM} = \{(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n, Q_f^* \cdot G(x, y) = 0\}.$$

Théorème 4.10 ([24]). *L'équation de l'ILDM (4.4.1) admet une solution asymptotique de la forme*

$$x = \psi(y, \epsilon) = \sum_j \psi_k(y) \epsilon^k$$

lorsque $\epsilon \rightarrow 0$. De plus, les termes ψ_0 et ψ_1 coïncident avec les deux premiers termes h_0 et h_1 du développement asymptotique de la variété lente (4.4.4), et donc l'ILDM est une approximation $O(\epsilon)$ de la variété lente \mathcal{M}_ϵ . En général, $\psi_2 \neq h_2$, d'où l'erreur de l'approximation est d'ordre $O(\epsilon^2)$. Plus précisément, nous avons

$$\psi_2 - h_2 = (D_x f)^{-2} (D^2 h_0)(g, g),$$

où la forme bilinéaire $(D^2 h_0)(g, g) = ((D^2 h_0)g)g$ et toutes les autres expressions sont évaluées en $(h_0(y), y, 0)$. Par conséquent, l'erreur est directement liée à la courbure de la variété lente \mathcal{M}_ϵ (puisque la variété ILDM en général n'est pas invariante par la dynamique du système (4.1.1)).

Nous voulons maintenant utiliser deux méthodes pour approximer la variété lente associée à un modèle de chemostat avec recyclage : la méthode ILDM et la méthode de développement de Taylor.

Approximation ILDM pour un modèle de chemostat avec recyclage lent-rapide

Pour simplifier le calcul on suppose que $f_1(S) = f_2(S)$, $Y_1 = Y_2 = 1$, $k_1 = k_2$.

$$\begin{cases} \epsilon \dot{S} = D(1 - S) - (x_1 + x_2)f(S), \\ \dot{x}_i = h_i + (f(S) - k) x_i, \quad i = 1, 2. \end{cases} \quad (4.4.5)$$

En appliquant sur (4.4.5) le changement de variable temporel $\tau = t/\epsilon$, on obtient le système (en notant ' la dérivée $\frac{d}{d\tau}$)

$$\begin{cases} S' = D(1 - S) - (x_1 + x_2)f(S), \\ x'_i = \epsilon(h_i + (f(S) - k) x_i), \quad i = 1, 2. \end{cases}$$

La matrice jacobienne est donnée par

$$\begin{pmatrix} -D - (x_1 + x_2)f'(S) & -f(S) & -f(S) \\ \epsilon f'(S) x_1 & \epsilon(f(S) - k) & 0 \\ \epsilon f'(S) x_2 & 0 & \epsilon(f(S) - k) \end{pmatrix}$$

Le polynôme caractéristique est donné par

$$P(\lambda) = (\lambda - \epsilon(f(S) - k))P_1(\lambda),$$

où

$$P_1(\lambda) = \lambda^2 + b\lambda + c,$$

$$b = -\epsilon(f(S) - k) + (x_1 + x_2)f'(S) + D, \quad c = -\epsilon(f(S) - k)D + \epsilon k(x_1 + x_2)f'(S).$$

Les valeurs propres sont données par

$$\begin{aligned} \lambda_1(\epsilon) &= \epsilon(f(S) - k), \\ \lambda_2(\epsilon) &= (-b + \sqrt{b^2 - 4c})/2, \\ \lambda_3(\epsilon) &= (-b - \sqrt{b^2 - 4c})/2. \end{aligned}$$

Il est clair que $|\lambda_1| < |\lambda_2| < |\lambda_3|$ puisque $b > 0$ et $b^2 > 4c$ (pour ϵ assez petit).

Pour ϵ proche de 0 on a $|\lambda_1| \simeq 0 \simeq |\lambda_2| \ll |\lambda_3| \simeq 1 + \frac{x_1+x_2}{S^2}$. Ceci prouve que le sous espace lent E_s est engendré par les deux vecteurs propres v_1 et v_2 associés aux λ_1 et λ_2 , où

$$v_1 = (0, -1, 1)^T, \quad v_2 = \left(\frac{f(S)(x_1 + x_2)}{x_2(\lambda_3(\epsilon) - \lambda_1(\epsilon))}, \frac{x_1}{x_2}, 1 \right)^T.$$

Un vecteur appartient à E_s s'il est combinaison linéaire de v_1 et v_2 , ou s'il est orthogonal au produit vectoriel

$$v_2 \wedge v_1 = \begin{pmatrix} 1 + \frac{x_1}{x_2} \\ v_{21} \\ -v_{21} \end{pmatrix},$$

puisque le produit vectoriel $v_1 \wedge v_2$ est orthogonal aux deux vecteurs v_1 et v_2 .

L'équation de l'ILDM est alors

$$\left(1 + \frac{x_1}{x_2}, v_{21}, -v_{21} \right) \begin{pmatrix} S' \\ x_1' \\ x_2' \end{pmatrix} = 0.$$

D'où,

$$\text{ILDM} = \left\{ (S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3; \frac{f(S)(x_1^2 - x_2^2)\lambda_1(\epsilon) + \epsilon(x_1 + x_2)(h_1 - h_2)}{x_2(\lambda_3(\epsilon) - \lambda_1(\epsilon))} + \frac{x_1 + x_2}{x_2}(D(1 - S) - (x_1 + x_2)f(S)) = 0 \right\}. \quad (4.4.6)$$

Nous pouvons remarquer que pour $\epsilon = 0$, la variété

$$\text{ILDM} = \mathcal{M}_0 = \left\{ (S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3; x_1 + x_2 = \frac{D(1 - S)}{f(S)} \right\};$$

il est de ce fait clair que l'approximation ILDM de la variété lente est meilleure que la variété critique. La figure 4.4.1 montre l'écart entre la surface ILDM et la vraie variété lente. Les trajectoires tendent vers la variété lente qui est ici attractive. On devine dans ce cas de figure que la variété lente se situe sous l'ILDM, et que les trajectoires convergent vers un équilibre qui semble se trouver sur les deux variétés.

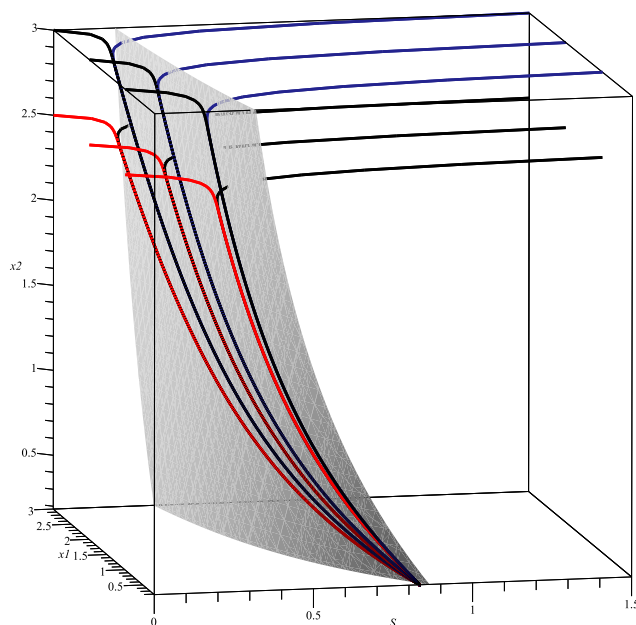


FIGURE 4.4.1: Portrait de phase du système (4.4.5) avec plusieurs trajectoires, suivant les entrées $f(S) = \frac{S}{1+S}$, $D = 1$, $k = 0.4$, $\epsilon = 0.05$, $h_1 = 0.5$ et $h_2 = 0.2$. La surface représente la variété ILDM.

Approximations à l'ordre 2 de la variété lente du système (4.2.8)

D'après le paragraphe 4.2 le système (4.2.8) possède une variété lente $\mathcal{M}_\epsilon = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3, S = \varphi_\epsilon(x_1, x_2)\}$. Le développement limité de ψ_ϵ au voisinage de $\epsilon = 0$ nous donne

$$S = \varphi_\epsilon(x_1, x_2) = \varphi_0(x_1, x_2) + \varphi_1(x_1, x_2)\epsilon + O(\epsilon^2). \quad (4.4.7)$$

En effectuant le changement de variable $\tau = t/\epsilon$, on obtient le système

$$\begin{cases} S' = D(1 - S) - \sum_{i=1}^2 f_i(S) x_i, \\ x_i' = \epsilon(h_i + (f_i(S) - k_i) x_i), \quad i = 1, 2. \end{cases}$$

La dérivation de (4.4.7) par rapport à τ , nous donne

$$D(1 - S) - \sum_{i=1}^2 f_i(S) x_i = \epsilon \sum_{i=1}^2 (h_i + (f_i(S) - k_i) x_i) D_{x_i} \varphi_\epsilon(x_1, x_2).$$

Remplaçons S par l'expression (4.4.7) :

$$D(1 - (\varphi_0 + \varphi_1 \epsilon + O(\epsilon^2))) - \sum_{i=1}^2 f_i(\varphi_0 + \varphi_1 \epsilon + O(\epsilon^2)) x_i = \epsilon \sum_{i=1}^2 (h_i + (f_i(\varphi_0 + \varphi_1 \epsilon + O(\epsilon^2)) - k_i) x_i) D_{x_i} \varphi_\epsilon(x_1, x_2).$$

Un développement limité à l'ordre 2 du membre de gauche, et à l'ordre 1 du membre de droite en $\epsilon = 0$, nous donne

$$D(1 - \varphi_0) - \sum_{i=1}^2 f_i(\varphi_0) x_i - \epsilon \varphi_1 (1 + \sum_{i=1}^2 f'_i(\varphi_0) x_i) = \epsilon \sum_{i=1}^2 (h_i + (f_i(\varphi_0) - k_i) x_i) D_{x_i} \varphi_0 + O(\epsilon^2).$$

En identifiant terme à terme, on a

$$\begin{cases} D(1 - \varphi_0) - \sum_{i=1}^2 f_i(\varphi_0) x_i = 0, \\ \varphi_1 (1 + \sum_{i=1}^2 f'_i(\varphi_0) x_i) = - \sum_{i=1}^2 (h_i + (f_i(\varphi_0) - k_i) x_i) D_{x_i} \varphi_0, \end{cases}$$

d'où

$$\mathcal{M}_0 = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3; S = \varphi_0(x_1, x_2) \text{ telle que } D(1 - \varphi_0) - \sum_{i=1}^2 f_i(\varphi_0) x_i = 0\}.$$

On obtient alors l'approximation suivante

$$\mathcal{M}_\epsilon \simeq \mathcal{M}_\epsilon^\simeq = \left\{ (S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3; S = \varphi_0(x_1, x_2) + \epsilon \frac{- \sum_{i=1}^2 (h_i + (f_i(\varphi_0) - k_i) x_i) D_{x_i} \varphi_0}{1 + \sum_{i=1}^2 f'_i(\varphi_0) x_i} \right\}.$$

En particulier pour $f_1(S) = f_2(S) = f(S) = S/(1 + S)$ (une fonction de Monod simple), $k_1 = k_2 = k \neq D$ (le cas du système (4.4.5)), la variété critique est donnée par l'équation $x_1 + x_2 = \frac{D(1-S^2)}{S}$, qui possède deux solutions

$$S = \frac{1}{2D} (-X + \sqrt{X^2 + 4D^2}) > 0$$

et

$$S = \frac{1}{2D}(-X - \sqrt{X^2 + 4D^2}) < 0,$$

où $X = x_1 + x_2$. Donc

$$\mathcal{M}_0 = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3; S = \varphi_0(x_1, x_2) = \frac{1}{2D}(-X + \sqrt{X^2 + 4D^2})\}. \quad (4.4.8)$$

Cela donne l'approximation suivante

$$\mathcal{M}_\epsilon^\approx = \left\{ (S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3; S = \varphi_0 + \epsilon \frac{h_1 + h_2 + (f(\varphi_0) - k) X}{1 + f'(\varphi_0) X} \left(1 + \frac{X}{\sqrt{X^2 + 4D^2}} \right) \right\}. \quad (4.4.9)$$

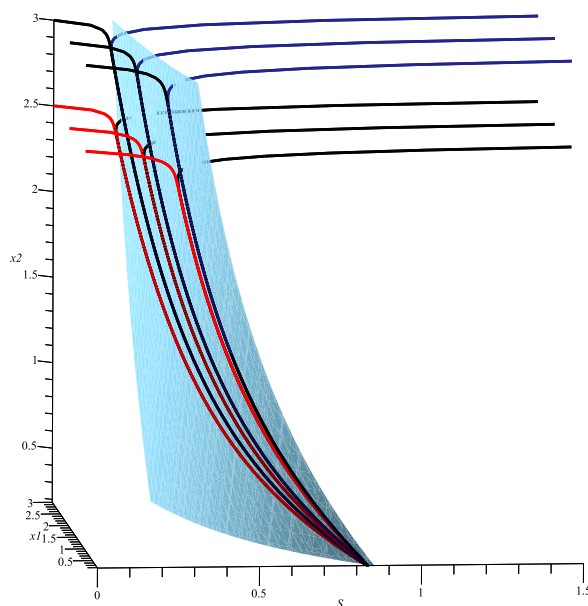


FIGURE 4.4.2: Portrait de phase du système (4.4.5) avec plusieurs trajectoires pour $\epsilon = 0.05$, $h_1 = 0.5$ et $h_2 = 0.2$. La surface représente la variété $\mathcal{M}_\epsilon^\approx$. Nous remarquons que la variété lente approximative $\mathcal{M}_\epsilon^\approx$ est très proche de la vraie variété lente.

La figure 4.4.3 compare une solution de (4.4.5) qui part de la surface ILDM, à une

solution qui part de $\mathcal{M}_\epsilon^\approx$, et à une vraie solution.

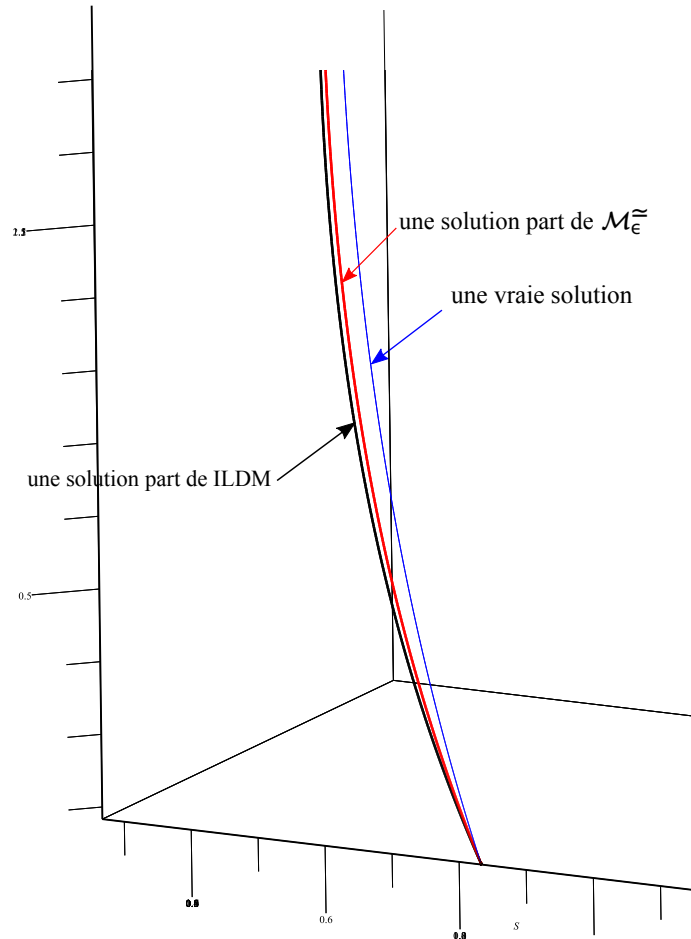


FIGURE 4.4.3: Évolution d'une solution du système (4.4.5) avec $\epsilon = 0.05$, $h_1 = 0.5$ et $h_2 = 0.2$.

Dans la même figure (4.4.4) on veut simuler l'évolution d'une solution du système (4.4.5) réduit à la variété lente approximative $\mathcal{M}_\epsilon^\approx$ (4.4.9), définie par

$$\begin{cases} \dot{x}_i = h_i + (f(S) - k) x_i, & i = 1, 2, \\ S = \varphi_0 + \epsilon \frac{h_1 + h_2 + (f(\varphi_0) - k) X}{1 + f'(\varphi_0) X} \left(1 + \frac{X}{\sqrt{X^2 + 4D^2}} \right), \\ \varphi_0(x_1, x_2) = \frac{1}{2D} (-X + \sqrt{X^2 + 4D^2}), \end{cases} \quad (4.4.10)$$

une solution du système (4.4.5) réduit à la variété ILDM (4.4.6), définie par

$$\begin{cases} \dot{x}_i = h_i + (f(S) - k) x_i, & i = 1, 2, \\ \frac{f(S)(x_1^2 - x_2^2)\lambda_1(\epsilon) + \epsilon X(h_1 - h_2)}{x_2(\lambda_3(\epsilon) - \lambda_1(\epsilon))} + \\ \frac{X}{x_2}(D(1 - S) - X f(S)) = 0, \end{cases} \quad (4.4.11)$$

et une projection d'une vraie solution sur le plan x_1, x_2 du système (4.4.5).

Dans cet exemple, nous avons choisi la même condition initiale pour x_1 et x_2 pour les trois solutions.

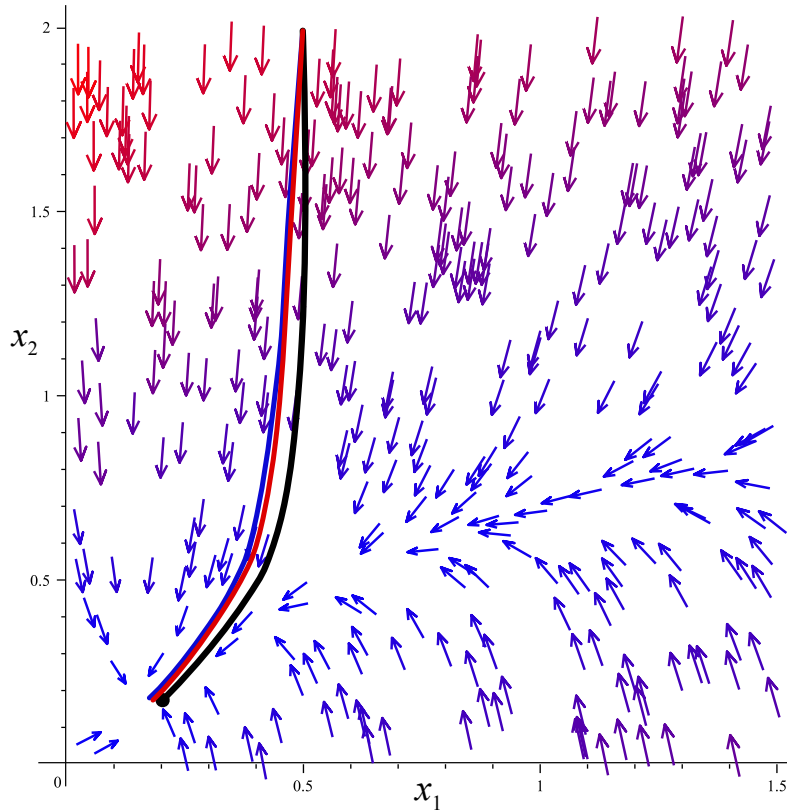


FIGURE 4.4.4: En bleu, en rouge et en noir, des solutions de (4.4.11), (4.4.10) et (4.4.5) respectivement, avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (0.5, 2)$.

Compétition entre des espèces d'algues et une bactérie dans un procédé à boues activées

De nombreux micro-organismes ayant différentes vitesses de croissance, tels que les bactéries, les algues, les champignons et les protozoaires sont associés au processus à boues activées. Nous considérons dans ce chapitre le cas d'une compétition entre $n - 1$ espèces d'algues et une bactérie dans les eaux usées. Nous présentons d'abord des résultats théoriques pour la théorie des perturbations régulières des systèmes dynamiques dissipatifs que nous appliquerons à notre modèle de compétition.

Nous voulons donc réduire l'analyse de la stabilité du système (3.1.1) avec l'utilisation de la théorie des perturbations régulières. Plus exactement, nous discutons la stabilité du système (3.1.1) pour des "petites" fonctions de croissances f_2, f_3, \dots, f_n des algues. Pour atteindre notre objectif, nous introduisons un paramètre d'échelle ϵ dans les équations dynamiques.

Comme le taux de croissance des algues est généralement faible par rapport au taux de croissance des bactéries [34], on peut écrire $f_i(S) = \epsilon \tilde{f}_i(S)$ pour $i = \overline{2, n}$, tels que ϵ est un petit paramètre positif et \tilde{f}_i satisfait la même hypothèse H1 que f_i . En particulier si f est une fonction de Monod, on pose $\mu_{\max} = \epsilon \tilde{\mu}_{\max}$ tel que $0 < \tilde{\mu}_{\max}, \mu_{\max} < 1$ et $0 < \epsilon \ll 1$. Nous pouvons écrire notre système sous la forme

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \frac{1}{Y_1} f_1(S) x_1 - \epsilon \sum_{i=2}^n \frac{1}{Y_i} \tilde{f}_i(S) x_i, \\ \dot{x}_1 = h_1 + (f_1(S) - k_1) x_1, \\ \dot{x}_i = h_i + (\epsilon \tilde{f}_i(S) - k_i) x_i. \end{cases} \quad i = \overline{2, n} \quad (5.0.1)$$

Sous les hypothèses ci-dessus et d'après le théorème de dépendance régulière des solutions par rapport aux paramètres, le problème (5.0.1) admet une solution unique $X_\epsilon(t)$ dépendant régulièrement du paramètre ϵ pour toute condition initiale fixée c_ϵ régulière en ϵ . L'unique équilibre positif de (5.0.1) est noté par X_ϵ^* . Le problème non perturbé associé à (5.0.1) est donné par

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \frac{1}{Y_1} f_1(S) x_1, \\ \dot{x}_1 = h_1 + (f_1(S) - k_1) x_1, \\ \dot{x}_i = h_i - k_i x_i. \end{cases} \quad i = \overline{2, n} \quad (5.0.2)$$

Le système (5.0.2) admet une solution unique $X_0(t)$ de condition initiale c_0 , et un unique équilibre positif $X_0^* = (S_0^*, x_0^*, \frac{h_2}{k_2}, \dots, \frac{h_n}{k_n})$.

Il est connu principalement que $\lim_{\epsilon \rightarrow 0} X_\epsilon(t) = X_0(t)$ sur tout intervalle compact inclus dans l'intervalle de définition de $X_0(t)$ et que, si X_0^* est asymptotiquement stable, alors cette limite est vraie pour tout $t \geq 0$.

Dans ce qui suit, nous voulons démontrer que l'équilibre X_0^* est globalement asymptotiquement stable pour le problème non perturbé (5.0.2), et que cette stabilité persiste sous de petites perturbations pour l'équilibre X_ϵ^* du problème perturbé (5.0.1). En effet, la seule chose que nous pouvons affirmer pour l'instant c'est que l'équilibre X_ϵ^* sera semi-globalement pratiquement asymptotiquement stable quand $\epsilon \rightarrow 0$ A.2. Pour arriver à notre résultat, nous commençons par établir des résultats théoriques.

5.1 Résultats théoriques

Rappelons quelques définitions et théorèmes de base des systèmes dynamiques utiles pour la suite.

Définition 5.1. Un champ de vecteurs linéaire $L \in \mathcal{L}(\mathbb{R}^n)$ est hyperbolique si aucune valeur propre ne rencontre l'axe imaginaire. L'indice de L est le nombre de ses valeurs propres à partie réelle strictement négative.

Lemme 5.2 ([28, Proposition 2.18]). Si $L \in \mathcal{L}(\mathbb{R}^n)$ est un champ de vecteurs hyperbolique alors il existe un voisinage $\mathcal{V} \subset \mathcal{L}(\mathbb{R}^n)$ de L tel que tous les $T \in \mathcal{V}$ ont le même indice que L . On ne parle, selon la référence [28], que de l'indice d'un champ de vecteurs hyperbolique.

Définition 5.3. Soit Ω un ouvert de \mathbb{R}^n . Un ensemble des conditions initiales $K_0 \subset \Omega$ est dit *absorbant* pour le système dynamique $\dot{y} = f(y)$ défini sur Ω si pour toute partie bornée K de Ω il existe un temps fini $t_0 = t_0(K)$ tel que $y(t, K) \subset K_0$ pour tout $t \geq t_0$.

Définition 5.4. Un ensemble \mathfrak{A} est un *attracteur global* d'un système dynamique $\dot{y} = f(y)$ défini sur Ω si \mathfrak{A} est une partie compacte, invariante, et $\omega(B) \subset \mathfrak{A}$ pour tout ensemble borné B .

De cette définition, il est clair que l'attracteur global contient tous les ensembles limites, et si un attracteur global existe, il est unique.

Théorème 5.5 ([44, Theorem 1.1]). Soit $\dot{y} = f(y)$ un système dynamique défini sur un ouvert $\Omega \subset \mathbb{R}^n$. On suppose que ce système admet un ensemble absorbant borné $K_0 \subset \Omega$, alors $\omega(K_0)$ est l'unique attracteur global dans Ω .

On désigne par $d(x, \mathbf{A}) = \inf\{d(x, y) : y \in \mathbf{A}\}$ la distance de $x \in \mathbb{R}^n$ à l'ensemble $\mathbf{A} \subset \mathbb{R}^n$. $B(x, r)$, $\bar{B}(x, r)$ représentent respectivement la boule ouverte et la boule fermée de centre x et de rayon r .

Considérons le système dynamique suivant

$$\Delta_\epsilon : \dot{x} = f(x(t), \epsilon),$$

où $f : (\Omega \subset \mathbb{R}^n) \times [-\epsilon_0, \epsilon_0] \rightarrow \mathbb{R}^n$ sera supposée continûment différentiable par rapport à x et continue en ϵ . Elle vérifie donc les hypothèses du théorème de Cauchy-Lipschitz qui assure l'existence et l'unicité d'une solution maximale $x_\epsilon(x_0, t)$ de Δ_ϵ vérifiant $x_\epsilon(x_0, 0) = x_0$. Supposons que le système non perturbé

$$\Delta_0 : \dot{x} = f(x(t), 0)$$

admet un point d'équilibre x^* globalement asymptotiquement stable et localement exponentiellement stable. Sous des hypothèses de dissipativité uniforme par rapport au paramètre de perturbation, le théorème suivant montre que l'équilibre x^* persiste sous de petites perturbations du champ de vecteurs Δ_0 ; plus exactement, pour ϵ suffisamment petit, il existe un équilibre x_ϵ^* globalement asymptotiquement stable et proche de x^* .

Théorème 5.6. *Supposons que le système Δ_ϵ est dissipatif uniformément par rapport à ϵ . Supposons que le système non perturbé Δ_0 admet un point d'équilibre x^* globalement asymptotiquement stable dans Ω et localement exponentiellement stable. Alors il existe une constante positive $\epsilon^* \leq \epsilon_0$ assez proche de 0 telle que Δ_ϵ possède un équilibre unique $x^*(\epsilon)$, globalement asymptotiquement stable dans Ω pour tout $\epsilon \in [-\epsilon^*, \epsilon^*]$.*

Démonstration. Puisque le système Δ_ϵ est dissipatif uniformément par rapport à ϵ , il possède un ensemble compact $\mathcal{K} \subset \Omega$ uniformément absorbant. D'après le Théorème 5.5, l'ensemble oméga limite $\omega_\epsilon(\mathcal{K}) = \mathcal{A}_\epsilon \subset \mathcal{K}$ est l'unique attracteur global dans Ω pour tout $\epsilon \in [-\epsilon_0, \epsilon_0]$, où $\omega_\epsilon(\cdot)$ désigne les ensembles oméga limites relatifs à Δ_ϵ .

Soient $\eta > 0$ fixé, $\bar{B}(x^*, \eta/2)$ la boule fermée de centre x^* et de rayon $\eta/2$ et soit $x(x_0, t)$ la solution de l'équation Δ_0 qui passe par x_0 au temps $t = 0$. Le point d'équilibre x^* est globalement asymptotiquement stable pour Δ_0 dans Ω , donc il existe un temps fini T_η tel

$$x(\Omega, t) \subset \bar{B}(x^*, \eta/2), \quad \forall t \geq T_\eta. \quad (5.1.1)$$

D'autre part, par la dépendance continue de la solution par rapport aux conditions initiales et aux paramètres, la solution $x_\epsilon(x_0, t)$ est uniformément continue sur $\mathcal{K} \times [-\epsilon_0, \epsilon_0]$ et par le fait que T_η est indépendant de ϵ , il existe $\hat{\epsilon}(\eta)$ tel que pour tout $\epsilon \in [-\hat{\epsilon}, \hat{\epsilon}]$

$$d(x_\epsilon(x_0, T_\eta), x(x_0, T_\eta)) < \eta/2, \quad \forall x_0 \in \mathcal{K}. \quad (5.1.2)$$

En utilisant l'inégalité triangulaire, avec (5.1.1) et (5.1.2), nous obtenons alors

$$\begin{aligned} d(x_\epsilon(x_0, T_\eta), x^*) &\leq d(x_\epsilon(x_0, T_\eta), x(x_0, T_\eta)) \\ &\quad + d(x(x_0, T_\eta), x^*) < \eta. \end{aligned}$$

Donc,

$$x_\epsilon(\mathcal{A}_\epsilon, T_\eta) = \mathcal{A}_\epsilon \subset B(x^*, \eta), \quad (5.1.3)$$

pour tout $\epsilon \in [-\hat{\epsilon}, \hat{\epsilon}]$, puisque \mathcal{A}_ϵ est invariant.

D'autre part, puisque l'équilibre de Δ_0 est localement exponentiellement stable, la matrice Jacobienne $Df(x^*, 0)$ de Δ_0 au point d'équilibre x^* est Hurwitz, et donc, son rang est maximal. D'après le théorème des fonctions implicites il existe, un

voisinage ouvert U de x^* , une constante $\epsilon_1 > 0$ et une application $\epsilon \in [-\epsilon_1, \epsilon_1] \mapsto x^*(\epsilon) \in U$ continue telle que $x^*(0) = x^*$ et $x^*(\epsilon)$ est un point d'équilibre pour Δ_ϵ . Soit $J_\epsilon = Df(x^*(\epsilon), \epsilon)$ la matrice Jacobienne de Δ_ϵ au point d'équilibre $x^*(\epsilon)$. Le développement limité de J_ϵ au voisinage de $\epsilon = 0$ nous donne

$$J_\epsilon = J_0 + O(\epsilon),$$

où $J_0 = Df(x^*(0), 0) = Df(x^*, 0)$.

Comme le spectre de la matrice Jacobienne J_ϵ dépend continument de ϵ , le Théorème 5.2 affirme qu'il existe $\epsilon_2 > 0$ tel que l'indice de J_ϵ est le même que l'indice de J_0 pour tout $\epsilon \in [-\epsilon_2, \epsilon_2]$. Donc, l'indice de l'équilibre perturbé $x^*(\epsilon)$ est maximal. D'après le théorème de Hartman-Grobman, il existe un voisinage $B(x^*(\epsilon), r_\epsilon)$ de $x^*(\epsilon)$ tel que toute courbe d'une solution de Δ_ϵ avec $|\epsilon| \leq \min\{\epsilon_0, \epsilon_1, \epsilon_2\}$ partant de $B(x^*(\epsilon), r_\epsilon)$ tend vers l'équilibre hyperbolique $x^*(\epsilon)$.

Par continuité de $x^*(\epsilon)$, il existe ϵ_3 et une constante $r_0 > 0$, telle que

$$B(x^*, r_0) \subset \bigcap_{|\epsilon| < \epsilon_3} B(x^*(\epsilon), r_\epsilon),$$

étant entendu que, d'après l'attractivité de l'équilibre x^* , le minimum de r_ϵ est strictement positif. Par (5.1.3), il existe $\epsilon_4(r_0)$ tel que pour tout $\epsilon \in [-\epsilon_4, \epsilon_4]$,

$$\mathcal{A}_\epsilon \subset B(x^*, r_0).$$

Soit $|\epsilon| \leq \epsilon^* = \min\{\epsilon_0, \epsilon_1, \epsilon_2, \epsilon_3, \epsilon_4\}$.

Comme $\mathcal{A}_\epsilon \subset B(x^*, r_0)$, toute trajectoire initialisée dans Ω entre dans $B(x^*, r_0)$ en temps fini. Mais il est clair que pour tout $\epsilon \in [-\epsilon^*, \epsilon^*]$, toute solution est dans une des boules $B(x^*(\epsilon), r_\epsilon)$ et converge vers $x^*(\epsilon)$ lorsque t tend vers l'infini, ce qui achève la démonstration. \square

Le corollaire suivant reprend les résultats du théorème dans le cas des systèmes définis dans le cône positif avec une hypothèse supplémentaire assurant que l'équilibre du problème perturbé ne tend pas vers le bord quand ϵ tend vers zéro.

Corollaire 5.7. *Supposons satisfaites les hypothèses du théorème (5.6) avec $\Omega \subset \mathbb{R}_+^n$. Si de plus, le système Δ_ϵ est uniformément persistant et que l'équilibre x^* du système non*

perturbé Δ_0 est strictement positif, alors il existe une constante positive $\epsilon^* \leq \epsilon_0$ assez proche de 0 telle que Δ_ϵ possède un équilibre unique $x^*(\epsilon)$, globalement asymptotiquement stable dans Ω qui est strictement positif, pour tout $\epsilon \in [-\epsilon^*, \epsilon^*]$.

Nous donnons a présent une limite uniforme de la solution $x_\epsilon(x_0, t)$ lorsque $\epsilon \rightarrow 0$ pour tout $t \geq 0$.

Corollaire 5.8. *Sous les hypothèses du théorème 5.6, pour tout $\eta > 0$, il existe $\epsilon^{**} \in [0, \epsilon_0]$ tel que pour tout $\epsilon \in [-\epsilon^{**}, \epsilon^{**}]$,*

$$d(x_\epsilon(x_0, t), x(x_0, t)) < \eta,$$

pour tout $t \geq 0$.

Démonstration. Soit $\eta > 0$ fixé. Puisque x^* est un équilibre globalement asymptotiquement stable pour Δ_0 , il existe un temps fini $\theta_1(\eta)$ tel que

$$d(x(x_0, t), x^*) \leq \frac{\eta}{3} \text{ pour tout } t \geq \theta_1(\eta).$$

D'après le Théorème 5.6 il existe un équilibre $x^*(\epsilon)$, $O(\epsilon)$ -proche de x^* , et donc il existe $\epsilon_1 < \epsilon_0$ tel que pour tout $\epsilon \in [-\epsilon_1, \epsilon_1]$

$$d(x^*(\epsilon), x^*) \leq \frac{\eta}{3}.$$

Le même théorème montre qu'il existe $\epsilon^* > 0$ tel que $x^*(\epsilon)$ est globalement asymptotiquement stable pour Δ_ϵ . Il en résulte qu'il existe un temps fini $\theta_2(\eta) > 0$ tel que

$$d(x_\epsilon(x_0, t), x^*(\epsilon)) \leq \frac{\eta}{3} \text{ pour tous } t \geq \theta_2 \text{ et } -\epsilon^* < \epsilon < \epsilon^*.$$

Soit $T = \max\{\theta_1, \theta_2\}$. Alors,

$$\begin{aligned} d(x_\epsilon(x_0, t), x(x_0, t)) &\leq d(x_\epsilon(x_0, t), x^*(\epsilon)) + d(x^*(\epsilon), x^*) + d(x(x_0, t), x^*) \\ &\leq \frac{\eta}{3} + \frac{\eta}{3} + \frac{\eta}{3} = \eta, \quad \forall t \geq T \text{ et } |\epsilon| < \min\{\epsilon_1, \epsilon^*\}. \end{aligned}$$

Dans l'intervalle fini $[0, T]$, par la dépendance continue de la solution par rapport aux paramètres [31, Théorème 2, P 84], il existe $\epsilon_2 < \epsilon_0$ tel que pour tout $\epsilon \in [-\epsilon_2, \epsilon_2]$

$$d(x_\epsilon(x_0, t), x(x_0, t)) < \eta.$$

□

5.2 Application

Théorème 5.9. *Il existe $\epsilon^* > 0$ tel que X_ϵ^* est globalement asymptotiquement stable pour le système (5.0.2) dans le cône positif pour tout $\epsilon \in [0, \epsilon^*]$.*

Démonstration. La matrice Jacobienne du sous-système

$$\begin{cases} \dot{S} = D(1 - S) - \frac{1}{Y_1} f_1(S) x_1 = g_1(S, x_1), \\ \dot{x}_1 = h_1 + (f_1(S) - k_1) x_1 = g_2(S, x_1), \end{cases} \quad (5.2.1)$$

au point (S^*, x_1^*) est donnée par

$$Dg(S^*, x_1^*) = \begin{pmatrix} -D - \frac{1}{Y_1} f_1'(S^*) x_1^* & -\frac{1}{Y_1} f_1(S^*) \\ f_1'(S^*) x_1^* & -h_1/x_1^* \end{pmatrix}.$$

Utilisons maintenant le critère de Dulac avec la fonction $\rho(S, x_1) = \frac{1}{x_1}$;

$$\frac{\partial}{\partial S}(\rho g_1) + \frac{\partial}{\partial x_1}(\rho g_2) = -\frac{D}{x_1} - \frac{1}{Y_1} f_1'(S) - \frac{h_1}{x_1^2} < 0,$$

et par conséquent, (5.2.1) n'admet aucune solution périodique dans le cône positif. Puisque ce système est dissipatif, le théorème de Poincaré-Bendixson affirme que l'ensemble ω -limite de tout point dans le cône positif est réduit à l'équilibre unique (S^*, x_1^*) . D'autre part, toutes les solutions du sous-système $\dot{x}_i = h_i - k_i x_i$, $i = \overline{2, n}$ tendent exponentiellement vers $(\frac{h_2}{k_2}, \dots, \frac{h_n}{k_n})$ lorsque $t \rightarrow +\infty$, et à l'aide du Lemme A.6 on voit que $X_0^* = (S_0^*, x_0^*, \frac{h_2}{k_2}, \dots, \frac{h_n}{k_n})$ est globalement asymptotiquement stable pour (5.0.2). Par linéarisation, l'équilibre X_0^* est localement exponentiellement stable.

Nous avons vu précédemment que le système (5.0.1) possède un seul équilibre positif. Notons que notre modèle n'est autre que le modèle (3.1.1) avec $f_i(S) = \epsilon \tilde{f}_i(S)$ pour $i = \overline{2, n}$. Ainsi, à partir de la preuve du Lemme 3.3 on voit que $\limsup_{t \rightarrow +\infty} z(t)$ est uniforme par rapport à ϵ , donc la dissipativité de (5.0.1) est uniforme. Dans la preuve du Théorème 3.4, la preuve de la persistance uniforme affirme que $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t)$ admet une borne inférieure uniforme en ϵ pour tout $i = \overline{1, n}$ et $\liminf_{t \rightarrow +\infty} S(t)$ (voir l'inégalité (3.1.4)) est minorée par

$$l(\epsilon) = \frac{D}{D + M(\frac{1}{Y_1} \sup_{\theta \in]0, M[} f_1'(\theta) + \epsilon \sum_{i=2}^n \frac{1}{Y_i} \sup_{\theta \in]0, M[} \tilde{f}_i'(\theta))}$$

La fonction l est strictement décroissante sur $[0, \epsilon_0]$, sa borne inférieure est $l(\epsilon_0)$. On en déduit que, pour tout $\epsilon \in [0, \epsilon_0]$ le système (5.0.1) est uniformément persistant avec une borne inférieure indépendante de ϵ . En appliquant le Corollaire 5.7, il en résulte immédiatement qu'il existe $\epsilon^* > 0$ tel que tout équilibre X_ϵ^* avec $\epsilon \in [-\epsilon^*, \epsilon^*]$ est globalement asymptotiquement stable pour le système dans \mathbb{R}_+^{n+1} . \square

Remarque 5.10. Le Corollaire 5.8 donne de plus un résultat d'approximation d'une solution de (5.0.1) par une solution de (5.0.2) uniformément pour tout $t \geq 0$.

Conclusion

Le premier objectif de ce travail a été une étude asymptotique d'un modèle de boues activées proposé par M. Ramanathan et A. F. Gaudy [33]. Sans conditions autres que celles imposées par les auteurs, le modèle de boues activées avec n -espèces de microorganismes (3.1.1) est uniformément persistant et ayant un équilibre unique dans le cône positif. Ainsi, la coexistence des espèces peut être réalisée théoriquement. Pour obtenir la stabilité, au moins localement, de l'équilibre positif, nous avons choisi de réduire le modèle par l'utilisation de la théorie des systèmes dynamiques lents-rapides. Le théorème 4.8 montre la stabilité asymptotique locale dans le cas de deux espèces de microorganismes et la stabilité asymptotique globale dans le cas de trois espèces pour le modèle avec un grand taux de dilution et de petits coefficients de rendement. Notez que ces résultats pourraient également être prouvés en utilisant le théorème 2 dans (Hoppensteadt [21]) ou le théorème 1 dans (Wang et Sontag [50]). Pour le cas de trois espèces, nous sommes convaincus que la stabilité asymptotique globale peut être étudiée à l'aide de la théorie des perturbations singulières et/ou la théorie des systèmes dynamiques monotones, toutes deux permettant de réduire éventuellement la dimension du problème. Le paragraphe 3.4 donne une contribution à la compréhension du lien entre le modèle étudié et le modèle chemostat avec des taux de mortalité distincts et des fonctions de croissance monotones, dans le cas $n = 2$ et $h_1 = h_2$. Nous avons montré dans le théorème 3.12 que la stabilité asymptotique globale pour le problème ouvert [40, chapitre 2, Sec. 4] est déduite de la stabilité asymptotique globale du point d'équilibre unique de notre modèle lorsque $h_1 = h_2 = 0$. Les théorèmes 4.8 et 4.9 nous permettent de résoudre un cas particulier de modèle singulièrement perturbé de ce problème ouvert en trois dimensions. Une autre approche permettant d'atteindre les mêmes objectifs que ceux du paragraphe 3.4 mais pour des dimensions plus élevées fait l'objet de notre attention pour nos prochains travaux. Finalement le dernier chapitre nous a permis d'arriver à la stabilité asymptotique globale de l'équilibre de coexistence du modèle régulièrement perturbé (5.0.1) avec n -espèces de microorganismes. Ce dernier résultat prouve que la coexistence est possible

entre tous les groupes dans un processus à boues activées, malgré la différence de la vitesse de croissance entre les microorganismes.

Outils mathématiques

A.1 Propriétés asymptotiques des équations différentielles autonomes

En dehors des résultats classiques d'existence, d'unicité, de globalité etc... des solutions d'équations différentielles ordinaires, nous rappelons dans ce qui suit quelques autres notions adaptées de [3] et de [48].

Soit le système autonome :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) \\ x(0) = x_0 \end{cases} \quad f : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n, \quad (\text{A.1.1})$$

où $f = (f_1, \dots, f_n)$ est une application de classe C^1 , U est un ouvert de \mathbb{R}^n et $x_0 \in U$.

Flot : On définit le flot

$$\begin{aligned} \Phi : \Omega \subset \mathbb{R} \times U &\rightarrow U \\ (t, x) &\mapsto \Phi(t, x) \end{aligned}$$

associé à l'équation différentielle ordinaire (on le note souvent $\Phi_t(x)$) qui, à une donnée initiale $x(0) = x_0$, associe $x(t)$, où x est la solution du problème de Cauchy.

Système dissipatif : Le système $\dot{x} = f(x)$ est dit dissipatif si les trajectoires sont asymptotiquement uniformément bornées en temps positif, autrement dit, s'il existe un nombre

réel positif R tel que toutes les solutions $x(\cdot)$ avec $x(t) \in U$ pour tout $t > 0$ satisfont $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \|x(t)\| < R$.

Ensemble invariant : Un ensemble $\Lambda \subset U$ est dit invariant (resp. positivement invariant) pour (A.1.1) s'il contient son image par le flot pour tout t (resp. pour tout $t > 0$) :

$$\Phi_t(\Lambda) \subset \Lambda, \forall t \in \mathbb{R} \quad (\text{resp. } \forall t > 0).$$

Si Λ est un ensemble invariant, alors $\overset{\circ}{\Lambda}$ (l'intérieur de Λ) et $\bar{\Lambda}$ (la fermeture de Λ) sont aussi des ensembles invariants, mais cela n'implique pas que $\partial\Lambda$ (le bord de Λ) est un ensemble invariant.

Ensembles ω -limite et α -limite : L'ensemble des points d'accumulation de $\Gamma_+(x) := \{\Phi_t(x); t > 0\}$ (ensemble de toutes les limites possibles de suites extraites $\Phi_{t_k}(x)$ de la suite $(\Phi_t(x)_{t>0})$) est appelé ensemble ω -limite de x , plus précisément :

$$\begin{aligned} \omega(x) &= \{p \in \mathbb{R}^n : \exists (t_k)_{k \in \mathbb{N}}, \text{ tel que } t_k \xrightarrow[k \rightarrow +\infty]{} +\infty \text{ et } \Phi_{t_k}(x) \xrightarrow[k \rightarrow +\infty]{} p\} \\ &= \bigcap_{T \geq 0} \overline{\{\Phi_t(x) : t \geq T\}}. \end{aligned}$$

De même on définit aussi l'ensemble α -limite :

$$\begin{aligned} \alpha(x) &= \{p \in \mathbb{R}^n : \exists (t_k)_{k \in \mathbb{N}}, \text{ tel que } t_k \xrightarrow[k \rightarrow +\infty]{} -\infty \text{ et } \Phi_{t_k}(x) \xrightarrow[k \rightarrow +\infty]{} p\} \\ &= \bigcap_{T \geq 0} \overline{\{\Phi_{-t}(x); t \geq T\}}. \end{aligned}$$

Ensemble attractant : Une partie des conditions initiales Λ de U est dite ensemble attractant si elle est incluse dans un compact absorbant A_0 tel que

$$\Lambda = \bigcap_{t > 0} \Phi_t(A_0).$$

Le bassin d'attraction de Λ est l'ensemble

$$\mathfrak{B}(\Lambda) = \bigcap_{t \leq 0} \Phi_t(A_0).$$

De plus, l'ensemble Λ est dit attracteur s'il existe un point x tel que $\Lambda = \omega(x)$.

A.2 Stabilité des équilibres d'équations différentielles autonomes

$$\dot{x} = f(x); \quad f : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n, \quad (\text{A.2.1})$$

où $f = (f_1, \dots, f_n)$ est une application de classe C^1 , U est un ouvert de \mathbb{R}^n .

Stabilité (au sens de Lyapunov) et instabilité [48] : L'équilibre \hat{x} (i.e. la solution constante $x(t) \equiv \hat{x}$) est dit stable au sens de Lyapunov pour le système (A.2.1) si et seulement si pour tout $\epsilon > 0$, il existe un scalaire $r > 0$ tel que pour tout x_0 vérifiant $\|x_0 - \hat{x}\| \leq r$, la solution de (A.2.1) issue de x_0 à $t = 0$, est définie pour tout temps positif et vérifie $\|x(t, x_0) - \hat{x}\| \leq \epsilon$, pour tout temps $t > 0$. S'il n'est pas stable, il est dit instable.

Attractivité [48] : L'équilibre \hat{x} est dit attractif pour le système (A.2.1) si et seulement si pour tout $\epsilon > 0$, il existe un scalaire $r > 0$ tel que toute solution $x(t)$ de (A.2.1), partant en $t = 0$ du point x_0 telle que $\|x_0 - \hat{x}\| \leq r$, converge vers \hat{x} lorsque t tend vers $+\infty$.

Lorsque $U = \mathbb{R}^n$ et $r = +\infty$, on dit que \hat{x} est globalement attractif.

Stabilité asymptotique [48] : Le point \hat{x} est un point d'équilibre asymptotiquement (resp. globalement asymptotiquement) stable pour le système (A.2.1) s'il est stable et attractif (resp. globalement attractif).

Stabilité exponentielle [48] : Le point \hat{x} est un point d'équilibre localement exponentiellement stable pour (A.2.1) s'il existe trois nombres réels positifs α, β et r tels que pour tout x_0 vérifiant $\|x_0 - \hat{x}\| \leq r$, la solution de (A.2.1) issue de x_0 à $t = 0$, est définie pour tout temps positif et vérifie $\|x(t, x_0) - \hat{x}\| \leq \alpha \|x_0 - \hat{x}\| e^{-\beta t}$, pour tout $t > 0$.

Si la propriété de stabilité exponentielle est vérifiée quelque soit x_0 , le point d'équilibre est globalement exponentiellement stable.

Théorème A.1 (Stabilité directe au sens de Lyapunov, [13] chapitre 10). Soit \hat{x} un point d'équilibre pour le système (A.2.1), et $V : W \underset{\text{voisinage de } \hat{x}}{\subset} U \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction continûment différentiable sur $W - \{\hat{x}\}$, telle que

(i) $V(\hat{x}) = 0$ et $V(x) > 0$ pour tout $x \in W - \{\hat{x}\}$,

(ii) $\dot{V}(x) \leq 0$ pour tout $x \in W - \{\hat{x}\}$,

alors \hat{x} est stable. Dans ce cas V s'appelle une fonction faible de Lyapunov pour \hat{x} .

Si de plus :

(iii) $\dot{V}(x) < 0$ pour tout $x \in W - \{\hat{x}\}$,

alors \hat{x} est asymptotiquement stable. Dans ce cas V s'appelle une fonction forte de Lyapunov.

Théorème A.2 (Principe d'invariance de LaSalle, [25]). Soit Δ un sous-ensemble de \mathbb{R}^n ; supposons que Δ est un compact positivement invariant pour le système (A.2.1) et $V : \Delta \subset U \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction continûment différentiable sur Δ , telle que $\dot{V}(x) \leq 0$ pour tout $x \in \Delta$. Soient $E = \{x \in \Delta; \dot{V}(x) = 0\}$ et L le plus grand ensemble invariant par (A.2.1) et contenu dans E . Alors, toute solution commençant dans Δ tend vers l'ensemble L lorsque le temps tend vers l'infini.

Lorsque L est réduit au point \hat{x} , alors, \hat{x} est un point d'équilibre globalement attractif pour le système (A.2.1) dans Δ .

Stabilité pratique semi-globale [52] : Soit le système

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, \epsilon) \\ x(0, \epsilon) = x_0 \end{cases} \quad f : U \underset{\text{ouvert}}{\subset} \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}_+^* \rightarrow \mathbb{R}^n. \quad (\text{A.2.2})$$

un point \hat{x} de \mathbb{R}^n est dit semi-globalement pratiquement asymptotiquement stable lorsque $\epsilon \rightarrow 0$ si, pour tout compact K et tout $r > 0$, il existe $\epsilon_0 > 0$ et $T > 0$ tels que pour tout $\epsilon < \epsilon_0$, tout $t > T$ et tout $x_0 \in K$, toute solution $x(t, x_0, \epsilon)$ de (A.2.2) satisfait $\|x(t, x_0, \epsilon) - \hat{x}\| < r$.

A.3 Système dynamique planaire

Théorème A.3 (Critère négatif de Bendixson, [30] section 3.9). Soit W un ouvert simplement connexe de \mathbb{R}^n . Si $\frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x_1, x_2) + \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x_1, x_2)$ est de signe constant et non identiquement nulle sur W , alors le système (A.2.1) n'a aucune orbite périodique incluse dans W .

Théorème A.4 (Poincaré-Bendixson, [13] chapitre 2). On considère le système (A.2.1) avec $n = 2$. Soit $x \in U$, tel que sa trajectoire positive $\Gamma_+(x) = \{\Phi_t(x); t > 0\}$ est contenue dans un compact K . On suppose que K contient un nombre fini de points d'équilibre. Alors l'ensemble $\omega(x)$ prend les formes suivantes :

(i) $\omega(x)$ est un point d'équilibre.

(ii) $\omega(x)$ est une orbite périodique.

(iii) $\omega(x)$ contient un nombre fini d'équilibres et un ensemble d'orbites dont les ensembles α et ω -limites sont des points d'équilibre.

A.4 Quelques notions d'écologie théorique

Soit le modèle écologique où les variables sont positives :

$$\begin{cases} \dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n), \\ x_i(0) = x_i^0 \geq 0. \end{cases} \quad (\text{A.4.1})$$

Les définitions dans ce paragraphe sont tirées de [7, 8].

Persistence : une espèce ' x_j ' est dite persistante si $x_j(0) > 0$ et $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_j(t) > 0$. Le système (A.4.1) est dit persistant si toutes les espèces sont persistantes.

Persistence uniforme : une espèce ' x_j ' est dite uniformément persistante si $\exists \delta_j > 0$ (indépendant des conditions initiales) tel que $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_j(t) > \delta_j$. Le système (A.4.1) est dit uniformément persistant si toutes les espèces sont uniformément persistantes.

A.5 Quelques lemmes utiles dans l'étude de stabilité

Lemme A.5 (Lemme de Barbalat, [39], P 123). Soit a un réel constant.

(i) Soit $f : [a, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ une fonction différentiable. Si la limite $\lim_{t \rightarrow +\infty} f(t)$ existe et est finie et la fonction dérivée f' est uniformément continue sur $]a, +\infty[$, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} f'(t) = 0$.

De manière équivalente :

(ii) Soit $g : [a, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ une fonction uniformément continue avec $\int_a^{+\infty} |g(\tau)| d\tau < \infty$. alors, $\lim_{t \rightarrow +\infty} g(t) = 0$.

Lemme A.6 (Lemme de séparation, [47]). *Considérons l'équation différentielle ordinaire suivante :*

$$\begin{cases} \dot{X} = f(X) & X \in \mathbb{R}^k, \\ \dot{Y} = g(X, Y) & Y \in \mathbb{R}^{n-k}. \end{cases} \quad (\text{A.5.1})$$

Soit (X^, Y^*) un équilibre pour (A.5.1). Si le système (A.5.1) vérifie les hypothèses suivantes*

X^ est globalement asymptotiquement stable pour $\dot{X} = f(X)$,*

Y^ est globalement asymptotiquement stable pour $\dot{Y} = g(X^*, Y)$,*

il existe un compact positivement invariant $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ contenant (X^, Y^*) dans son intérieur,*

alors (X^, Y^*) est un équilibre globalement asymptotiquement stable pour la restriction de (A.5.1) à Ω .*

A.6 Fonction \mathcal{W} de Lambert

La fonction de Lambert est la fonction \mathcal{W} définie par l'équation transcendante

$$x = \mathcal{W}(x) e^{\mathcal{W}(x)}$$

telle que $x \in \mathbb{R}$ et $\mathcal{W}(x) \geq -1$ [Si nous nous limitons à $x \geq -1/e$ (ce qui exige $\mathcal{W} \geq -1$) alors il existe une fonction et une seule \mathcal{W} ainsi définie].

Proposition A.7 ([4]). *La fonction de Lambert \mathcal{W} possède les propriétés suivantes*

(i) *Pour tout $x \in \mathbb{R}$, $\mathcal{W}(x e^x) = x$.*

(ii) *Pour $x > -1/e$, $\mathcal{W}(x)$ est différentiable avec*

$$\begin{cases} \mathcal{W}'(x) = 1 & \text{si } x = 0 \\ \mathcal{W}'(x) = \frac{\mathcal{W}(x)}{(\mathcal{W}(x)+1)x} & \text{si } x \neq 0 \end{cases}.$$

(iii) *Pour $x \geq -1/e$*

- la fonction $\mathcal{W}(x)$ est strictement croissante et concave,

- de plus $\mathcal{W}(x) \leq x$.

$$(iv) \int \mathcal{W}(x) dx = x(\mathcal{W}(x) + \frac{1}{\mathcal{W}(x)} - 1) + C.$$

A.7 Théorème des fonctions implicites

Théorème A.8. Soient $U \subset \mathbb{R}^{c-d} \times \mathbb{R}^d$ un ouvert, $\varphi : U \rightarrow \mathbb{R}^d$ de classe C^k ($k \in \mathbb{N}^* \cup \{\infty\}$). Supposons que $\varphi(a, b) = 0$ au point $(a, b) = (a_1, \dots, a_{c-d}, b_1, \dots, b_d) \in U$, et que la matrice

$$\left\{ \frac{\partial \varphi_i}{\partial b_j}(a, b) \right\}_{i,j=1,\dots,d}$$

est non singulière, alors il existe :

- un voisinage ouvert V de a dans \mathbb{R}^{c-d} ,
- un voisinage ouvert W de b dans \mathbb{R}^d tels que $V \times W \subset U$,
- et une unique application $\psi : V \rightarrow W$ de classe C^k , tels que pour tout $(x, y) \in U$

$$\varphi(x, y) = 0 \Leftrightarrow y = \psi(x).$$

En particulier, on a $\psi(a) = b$ et $\varphi(x, \psi(x)) = 0$ pour tout $x \in V$.

A.8 Décomposition de Schur

Matrice unitaire : Soit \mathbf{M} une matrice carrée d'ordre n , on dit que \mathbf{M} est une matrice unitaire si $\mathbf{M} \cdot \mathbf{M}^* = \mathbf{Id}_n$, où $\mathbf{M}^* = \overline{\mathbf{M}}^T$ (la matrice transposée de la matrice conjuguée de \mathbf{M}). Les matrices unitaires à coefficients réels sont les matrices orthogonales.

Théorème A.9 (Théorème de Schur, [42, Chapitre 1]). Pour tout $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n,n}$, il existe $\mathbf{Q} \in \mathbb{C}^{n,n}$ unitaire telle que

$$\mathbf{Q}^{-1} \cdot \mathbf{A} \cdot \mathbf{Q} = \mathbf{Q}^* \cdot \mathbf{A} \cdot \mathbf{Q} = \mathbf{T} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & b_{1,2} & \cdots & b_{1,n} \\ 0 & \lambda_2 & & b_{2,n} \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix},$$

où $\lambda_1, \dots, \lambda_n \in \mathbb{C}$ sont les valeurs propres de \mathbf{A} .

Remarque A.10. Dans le théorème précédent les matrices **T** et **Q** ne sont pas nécessairement uniques.

Bibliographie

1. J. ARINO, S. S. PILYUGIN ET G. S. WOLKOWICZ, *Considerations on yield, nutrient uptake, cellular growth, and competition in chemostat models*, Canadian Applied Mathematics Quarterly, 11 (2003), p. 107–142.
2. U. ATTIR ET M. M. DENN, *Dynamics and control of the activated sludge wastewater process*, AIChE Journal, 24 (1978), p. 693–698.
3. I. D. CHUESHOV, *Introduction to the Theory of Infinite-Dimensional Dissipative Systems*, ACTA Scientific Publishing House, 2002.
4. R. CORLESS, G. GONNET, D. HARE ET D. KNUTH, *On the lambert w function*, Advances in Computational Mathematics 5 : 329-359, (1996).
5. D. DOCHAIN, P. A. VANROLLEGHEM ET M. VAN DAELE, *Structural identifiability of biokinetic models of activated sludge respiration*, Water Research, 29 (1995), p. 2571–2578.
6. N. FENICHEL, *Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations*, Journal of Differential Equations, 31 (1979), p. 53–98.
7. H. FREEDMAN ET P. WALTMAN, *Persistence in models of three interacting predator-prey population*, Mathematical Biosciences, 68 (1984), p. 213–231.
8. ———, *Persistence in a model of three competitive populations*, Mathematical Biosciences, 73 (1985), p. 89–101.
9. F. R. GANTMACHER, *The theory of matrices, tome 2*, Chelsea Publishing Co., New York, 1959. Translated by K. A. Hirsch.
10. A. GAUDY ET R. SRINIVASARAGHAVEN, *Experimental studies on a kinetic model for design and operation of activated sludge processes*, Biotechnology and Bioengineering, 16 (1974), p. 723–738.
11. W. GUJER, M. HENZE, T. MINO, T. MATSUO, M. WENTZEL ET G. MARAIS, *The activated sludge model no. 2 : biological phosphorus removal*, Water Science and Technology, 31 (1995), p. 1–11.

-
12. W. GUJER, M. HENZE, T. MINO ET M. VAN LOOSDRECHT, *Activated sludge model no. 3*, Water Science and Technology, 39 (1999), p. 183–193.
 13. J. K. HALE, *Ordinary differential equations*, Pure and Applied Mathematics, John Wiley & Sons, New York, (1969).
 14. P. HALE, J. K. & WALTMAN, *Persistence in infinite dimensional systems*, SIAM Journal on Mathematical Analysis, SIAM, 20 (1989), p. 388–395.
 15. M. A. HAMRA ET K. YADI, *Asymptotic behavior of a chemostat model with constant recycle sludge concentration*, Acta Biotheoretica, (2017), p. 1–20.
 16. M. HENZE, C. GRADY JR, W. GUJER, G. MARAIS ET T. MATSUO, *Activated sludge model no. 1 : IAWPRC scientific and technical report no. 1*, IAWPRC, London, (1987).
 17. M. HENZE, W. GUJER, T. MINO, T. MATSUO, M. C. WENTZEL, G. V.R MARAIS ET M. C. VAN LOOSDRECHT, *Activated sludge model no. 2d, asm2d*, Water Science and Technology, 39 (1999), p. 165–182.
 18. D. HERBERT, *A theoretical analysis of continuous culture systems*, Continuous culture of microorganisms, 12 (1961), p. 21–53.
 19. M. W. HIRSCH ET H. SMITH, *Monotone dynamical systems*, Handbook of differential equations : ordinary differential equations, 2 (2006), p. 239–357.
 20. A. HOLMBERG ET J. RANTA, *Procedures for parameter and state estimation of microbial growth process models*, Automatica, 18 (1982), p. 181–193.
 21. F. HOPPENSTEADT, *Asymptotic stability in singular perturbation problems. ii : Problems having matched asymptotic expansion solutions*, Journal of Differential equations, 15 (1974), p. 510–521.
 22. S. HSU, *Limiting behavior for competing species*, SIAM Journal on Applied Mathematics, 34 (1978), p. 760–763.
 23. C. K. JONES, *Geometric singular perturbation theory*, in Dynamical systems, Springer, 1995, p. 44–118.
 24. H. G. KAPER ET T. J. KAPER, *Asymptotic analysis of two reduction methods for systems of chemical reactions*, Physica D : Nonlinear Phenomena, 165 (2002), p. 66–93.
 25. J. LASALLE, *Some extensions of liapunov's second method*, Circuit Theory, IRE Transactions on, 7 (1960), p. 520–527.
 26. U. MAAS ET S. B. POPE, *Simplifying chemical kinetics : intrinsic low-dimensional manifolds in composition space*, Combustion and flame, 88 (1992), p. 239–264.

-
27. K. NIPP, *Smooth attractive invariant manifolds of singularly perturbed ode's*, preprint, (1992).
 28. J. J. PALIS ET W. DE MELO, *Geometric theory of dynamical systems : an introduction*, Springer Science & Business Media, 1982.
 29. S. PERDRIEUX ET N. THERIEN, *Modelling the dynamics of the activated sludge wastewater treatment process in terms of the carbon variable*, *Water Research*, 14 (1980), p. 1333–1344.
 30. L. PERKO, *Differential equations and dynamical systems*, vol. 7, Springer Science & Business Media, 2001.
 31. L. PERKO, *Differential Equations and Dynamical Systems*, Texts in Applied Mathematics, Springer New York, 2013.
 32. H. POHJANPALO, *System identifiability based on the power series expansion of the solution*, *Mathematical biosciences*, 41 (1978), p. 21–33.
 33. M. RAMANATHAN ET A. GAUDY, *Steady-state model for activated sludge with constant recycle sludge concentration*, *Biotechnology and Bioengineering*, 13 (1971), p. 125–145.
 34. G. RHEE *et al.*, *Competition between an alga and an aquatic bacterium for phosphate*, *Limnology and Oceanography*, 17 (1972), p. 505–514.
 35. G. ROBLEDO, F. GROGNARD ET J.-L. GOUZÉ, *Global stability for a model of competition in the chemostat with microbial inputs*, *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 13 (2012), p. 582–598.
 36. A. ROZICH ET A. GAUDY JR, *Response of phenol-acclimated activated sludge process to quantitative shock loading*, *Journal Water Pollution Control Federation*, 57 (1985), p. 795–804.
 37. A. F. ROZICH ET A. F. GAUDY JR, *Critical point analysis for toxic waste treatment*, *Journal of Environmental Engineering*, 110 (1984), p. 562–572.
 38. T. SARI, *Competitive exclusion for chemostat equations with variable yields*, *Acta applicandae mathematicae*, 123 (2013), p. 201–219.
 39. J.-J. E. SLOINE, W. LI *et al.*, *Applied nonlinear control*, vol. 60, Prentice-Hall Englewood Cliffs, NJ, 1991.
 40. H. L. SMITH ET P. WALTMAN, *The theory of the chemostat : dynamics of microbial competition*, vol. 13, Cambridge university press, 1995.

-
41. J. B. SNAPE, I. J. DUNN, J. INGHAM ET J. E. PRENOSIL, *Dynamics of Environmental Bioprocesses : Modelling & Simulation*, John Wiley & Sons, 2008.
 42. G. W. STEWART, *Matrix algorithms volume 2 : eigensystems*, vol. 2, Siam, 2001.
 43. D. W. SUNDSTROM, H. E. KLEI ET A. E. MOLVAR, *The use of dimensionless groups in the design of activated sludge reactors*, *Water Research*, 7 (1973), p. 1905–1913.
 44. R. TEMAM, *Infinite-dimensional dynamical systems in mechanics and physics*, vol. 68, Springer Science & Business Media, 1988.
 45. A. N. TIKHONOV, *Systems of differential equations containing small parameters in the derivatives*, *Mat. Sb. (N.S.)*, 31(73) (1952), p. 575–586.
 46. P. A. VANROLLEGHEM ET H. SPANJERS, *Comparison of two respirometric principles for the determination of short-term biochemical oxygen demand*, in *Proceedings of the industrial waste conference-Purdue University*, vol. 49, 1995, p. 177–188.
 47. M. VIDYASAGAR, *Decomposition techniques for large-scale systems with nonadditive interactions : Stability and stabilizability*, *Automatic Control, IEEE Transactions on*, 25 (1980), p. 773–779.
 48. M. VIDYASAGAR, *Nonlinear Systems Analysis : Second Edition*, *Classics in Applied Mathematics*, Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM, 3600 Market Street, Floor 6, Philadelphia, PA 19104), 2002.
 49. N. WALZ, *Plankton regulation dynamics : experiments and models in rotifer continuous cultures*, vol. 98, Springer Science & Business Media, 1993.
 50. L. WANG ET E. D. SONTAG, *Singularly perturbed monotone systems and an application to double phosphorylation cycles*, *Journal of nonlinear science*, 18 (2008), p. 527–550.
 51. G. S. WOLKOWICZ ET 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), p. 222–233.
 52. K. YADI, *Perturbations singulières : approximations, stabilité pratique et applications à des modèles de compétition*, Thèse doctorat, Université de Haute Alsace - Mulhouse, 2008.
 53. W. YUAN, *Dynamic Models and Expert Systems for the Activated Sludge Process*, Thèse doctorat, University of California, Los Angeles, 1994.

RÉSUMÉ. Cette thèse est dédiée à l'étude d'un modèle de chemostat avec recyclage de dimension $1+n$ (un substrat, plusieurs espèces). La particularité de ce travail est que le système étudié ne possède plus qu'un seul point d'équilibre et qu'il est positif. Les principales difficultés par rapport aux travaux existants sont dues au fait que le point d'équilibre a une forme implicite. Quand le taux de dilution est grand et que les taux de rendement sont faibles, par la théorie des systèmes dynamiques lents-rapides on établit la stabilité globale en dimension 3 et la stabilité locale en dimension 4. Ceci permet de résoudre un problème ouvert d'exclusion compétitive sous les mêmes conditions. Dans la dernière partie, nous obtenons des résultats théoriques pour les systèmes régulièrement perturbés. Nous appliquons ensuite ces résultats pour déduire la stabilité globale du point d'équilibre en dimension $n+1$, pour un modèle de compétition entre $n-1$ espèces d'algues et une bactérie.

MOTS CLÉS. Chemostat avec recyclage ; systèmes dynamiques dissipatifs ; stabilité locale ; stabilité globale ; perturbation régulière ; systèmes lents-rapides ; ILDM.

ABSTRACT. The purpose of this thesis is to study a $1+n$ dimensional chemostat model with recycle (one nutrient, several species). The main interest of this work is that the model does not possess more than one equilibrium in the positive cone. The main difficulties come from the implicitness of the equilibrium point. By the Theory of Fast-Slow Dynamical Systems, we show the local stability in 4 dimensions and the global stability in three dimensions in case of large dilution rate and small yield rates. This result enables us to solve an open problem of competitive exclusion under the same conditions in three dimensions. Next, we prove some theoretical results for regularly perturbed systems. These results are applied to deduce the global stability in $n+1$ dimensions when the culture contains $n-1$ species of algae and one bacterium.

KEY WORDS. Chemostat with recycle; Dissipative dynamical systems; Local stability; Global stability; Regular perturbation; Slow-fast systems.

ملخص. تتناول هذه الأطروحة دراسة نموذج ناظم كيميائي مع إعادة التدوير ذو $1+n$ بعد (ركيزة واحدة، والعديد من الكائنات الحية الدقيقة). تتمثل خصوصية هذا العمل في أن النظام المدروس لديه نقطة توازن موجبة وحيدة. الصعوبات الرئيسية التي واجهتنا في هذا العمل بالنسبة للأعمال الموجودة حاليا ترجع إلى كون نقطة التوازن لها شكل ضمني. من خلال نظرية النظم الديناميكية البطيئة-السريعة تمكنا من برهنة الاستقرار الشامل لنقطة التوازن في فضاء ثلاثي الأبعاد و الاستقرار المحلي في فضاء رباعي الأبعاد، شريطة أن تكون نسبة التخفيف كبيرة ومعدلات العائد منخفضة. هذه النتيجة مكنتنا من حل مشكلة مفتوحة تتعلق بالإقصاء التنافسي البكتيري في ظل نفس الشروط السابقة. في الجزء الأخير من هذا العمل، نقدم مجموعة من النتائج النظرية للأنظمة المضطربة بانتظام. ومن ثم نقوم بتطبيق هذه النتائج للتوصل إلى الاستقرار الشامل لنقطة التوازن في فضاء $1+n$ بعد، لنموذج منافسة بين $n-1$ نوع من الطحالب وبكتيريا واحدة.

كلمات مفتاحية. ناظم كيميائي مع إعادة التدوير؛ الأنظمة الديناميكية المبددة؛ الاستقرار المحلي؛ الاستقرار الشامل؛ اضطراب منتظم؛ أنظمة بطيئة-سريعة.