

UNIVERSITE DE ABOUBEKR BELKAID TLEMCEN  
FACULTE DES SCIENCES  
DEPARTEMENT DE MATHEMATIQUES

**THEME :**

**Chémostat avec taux de dilution périodique**

*Mémoire de fin de cursus en vue de l'obtention d'une Master de Mathématiques*

*Option : Equations différentielles*

**Présenté par:**

**Hamra M<sup>ed</sup> Amine**

**Président : Mr M.YEBDRI      Professeur.**

**Rapporteur : Mr K. Yadi      Docteur.**

**Examineur : Mr A. Benchaib      Maitre assistant.**

***ANNÉE UNIVERSITAIRE 2010-2011***

# ***Remerciements***

*Je voudrais remercier tous ceux qui ont collaboré à la réussite de ce travail.*

*Mes remerciements sincères s'adressent à mon encadreur Mr KARIM Yadi pour ses idées constructives et ses commentaires pertinents. et à Mr M. Yebdri et A. Benchaib pour l'honneur qu'ils m'avaient donné d'être examinateurs de ce mémoire.*

*Enfin, je tiens à exprimer ma profonde affection à ma famille, qui m'a toujours soutenu.*

## *Dédicace*

*A mes très chers parents,*

*A mes frères et mes sœurs*

*A tous mes amis de promotion Charif Fayçal, Merakchi Ahmed, Belbachir Lotfi, Lara Omar,  
Zekri Abdelkarim, ...*

# Sommaire

<b>Introduction</b> .....	<i>i</i>
<b>Chapitre I : Modélisation du Chémostat</b> .....	<b>1</b>
Description du Chémostat.....	1
<b>Chapitre II : Analyse de l'équation Chémostat avec taux de dilution périodique</b> .....	<b>4</b>
<b>Chapitre III : Extinction et survie des espèces</b> .....	<b>6</b>
Principe d'exclusion compétitive.....	8
Les exposants de Floquet.....	9
<b>Chapitre IV : Coexistence</b> .....	<b>12</b>
Coexistence dans le plan.....	12
Conclusion.....	19
Simulations numériques.....	20
<b>Annexe A : Stabilité des solutions d'équations différentielles autonomes</b> .....	<b>23</b>
<b>Annexe B : Stabilité des solutions périodiques d'équations différentielles non autonomes</b> .....	<b>27</b>
<b>Annexe C : Analyse matricielle</b> .....	<b>29</b>
<b>Annexe D : Système dynamique planaire</b> .....	<b>31</b>
<b>Bibliographie</b> .....	<b>35</b>

---

## Introduction :

---

*Les équations du Chémostat on été utilisées pour la dynamique des populations de micro-organismes dans des appareils expérimentaux ou des écosystèmes aquatiques comme les lacs. Dans le cas le plus simple du Chémostat, nous considérons la croissance des micro-organismes par rapport à un nutriment limitant. Le principe d'exclusion compétitive stipule que le nombre d'espèces coexistent ne dépasse pas le nombre de ressources disponibles [3]; ce principe peut ne plus être valable si par exemple, l'environnement sous considération présente des fluctuations. Butler, Hsu et P. Waltman [2] ont montré que la coexistence de deux espèces pour une ressource est possible lorsque le taux de dilution est périodique (paragr. I.1). Lenas et Pavlou [6] ont prouvé que la coexistence de trois espèces est possible par analyse numérique de bifurcation. Wolkowicz et Zhao [14] ont clarifié les conditions suffisantes pour la coexistence de  $n$ -compétiteurs dans un travail général et analytique, L'idée principale de ce travail est d'étudier mathématiquement la coexistence de populations dans un Chémostat dans le cas d'un taux de dilution périodique. Pour ce faire nous utilisons la théorie des systèmes différentiels. Ceci nous permettra d'analyser le comportement des populations. Cette étude est basée globalement sur les travaux de Hal I. Smith et Paul Waltman [2].*

# I- Modélisation du Chémostat

Avant de modéliser le Chémostat, nous passons d'abord à la définition de certains éléments de Chémostat :

**Biomasse :** La biomasse est la quantité totale de matière (masse) de toutes les espèces vivantes présentes dans un milieu naturel donné. Cette matière est entièrement recyclable « rien ne se perd, rien ne se crée, tout se transforme ». Elle est souvent exprimée par unité de volume de l'eau «  $M / L^3$  » ( $M$  et  $L$  sont les gabarits de la masse et la longueur respectivement).

**Production :** C'est la quantité de biomasse produite dans un intervalle de temps donné. Sa dimension est «  $M / (L^3T)$  » ( $T$  représente le gabarit du temps).

**Taux de croissance :** C'est le taux de changement de la biomasse par unité de temps est par unité de biomasse, ce qui revient à diviser la production par la biomasse. Sa dimension est donc «  $T^{-1}$  ».

## 1- Description du Chémostat :

Le Chémostat est un réservoir contenant un nutriment, un récipient de culture dans lequel les micro-organismes cultivés, et un réceptacle de production. L'élément nutritif est pompé du réservoir vers le récipient de culture à un taux  $F$  (le taux  $F$  est périodique en temps). Les micro-organismes sont rassemblés dans le réceptacle de production en pompant le contenu du récipient au même taux. Nous modélisons le nombre de micro-organismes et la concentration des nutriments dans le récipient de culture.

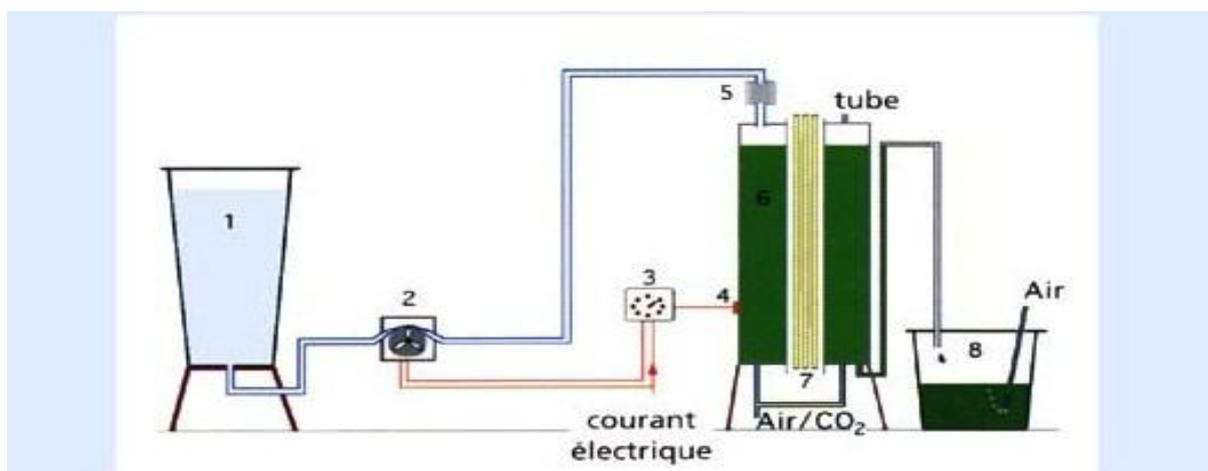


Figure 1 : Schéma d'un Chémostat avec taux de dilution périodique conçu pour les cultures continues.

1- Substrat (nutriment).	5- Clapet.
2- Pompe.	6- Biomasse (micro-organismes).
3- Pointeur temporel périodique.	7- régulateur thermique.
4- Courant électrique.	8- produit.

Dans la suite on note par  $x_i$  la concentration de l' $i$ -ème micro-organisme et par  $S$  la concentration en substrat.

En alimentation, il ne rentre pas d'organismes. La seule variation de la biomasse des organismes est donc le fait de la sortie, qui se fait au même taux  $D$  que l'entrée. Pour le substrat, il faut tenir compte du substrat entrant dans le Chémostat, au taux  $D$  et à la concentration  $S_0$ , et de la quantité de substrat présente dans le Chémostat, qui est vidée par dilution.

Les micro-organismes consomment le substrat pour leur croissance. Notons  $f_i(S)$  le taux de croissance spécifique des microorganismes, supposons que le taux de mortalité est négligeable.

La variation de la masse du substrat limitant dans le récipient de culture est donnée par le bilan du substrat entrant, celui du substrat prélevé et celui du substrat consommé par les espèces de micro-organismes :

$$\dot{S} = D(t)S_0 - D(t)S - \sum_{i=1}^n \frac{f_i(S)}{\gamma_i} x_i,$$

$$\dot{S} = \text{Entrant} - \text{substrat} - \text{consommation},$$

Où  $\gamma_i > 0$  sont les coefficients de rendement du substrat en biomasse  $\gamma_i = (x_i - x_i^0)/(S_0 - S)$  tel que  $x_i^0$  représente la concentration initiale de l' $i$ -ème micro-organisme. On suppose souvent que  $\gamma_i = 1, \forall i \in \{1, \dots, n\}$ .

La variation de la masse de la  $i$ -ème espèce de micro-organisme est donnée par le bilan de la masse prélevée, celle de la masse issue de la croissance microbienne :

$$\dot{x}_i = f_i(S)x_i - D(t)x_i,$$

$$\dot{x}_i = \text{croissance} - \text{prélevement},$$

Dans les deux équations précédentes le taux de dilution  $D: [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$  est une application positive périodique de période  $\omega$ .

J. Monod [7] présente (1941) des résultats expérimentaux relatifs à la croissance d'E. Coli pour trois types différents de substrat limitant : glucose, mannite et lactose. Pour ces résultats, J. Monod propose une relation entre la vitesse spécifique de croissance d'un micro-organisme,  $f_i$  et la concentration en substrat limitant,  $S$ .

$$f_i(S) = \frac{f_{\max}^i S}{k_s^i + S},$$

Cette équation dépend de deux paramètres :

1. la vitesse spécifique de croissance maximale  $f_{\max}^i$ .
2.  $k_s^i$  correspond à la concentration en substrat nécessaire pour obtenir  $\frac{1}{2} f_{\max}^i$ .

Pour le cas avec inhibition B. Boon et H. Laudelot (1962) proposent une courbe d'interpolation définie par la fonction suivante, plus connue sous le nom « modèle de Haldane » :

$$f_i(S) = \frac{f_{\max}^i S}{k_s^i + S + S^2/k_i}$$

La constante  $k_i$  est la constante d'inhibition. Il faut noter que si  $k_i$  est assez grand, on retrouve le modèle de Monod.

## II-Analyse de l'équation Chémostat avec taux de dilution périodique :

D'après ce que nous avons établi dans la section précédente, le système Chémostat est un modèle de compétition entre  $n$ -espèces. Les équations dynamiques de ce modèle s'écrivent sous la forme :

$$\begin{cases} \dot{S} = (S_0 - S)D(t) - \sum_{j=1}^n f_j(S) x_j, \\ \dot{x}_i = (f_i(S) - D(t)) x_i, i = 1, \dots, n \\ S(0) > 0, x_i(0) > 0, \forall i \in \{1, \dots, n\} \end{cases}, \quad (I)$$

telles que :

- $D$  est continue positive de période  $\omega > 0$ .
- $f_i$  satisfait les conditions suivantes
  - i)  $f_i : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$ ,
  - ii)  $f_i(0) = 0$ ,
  - iii)  $f_i'(S) > 0$ , (croissante),
  - iv)  $f_i$  est continûment différentiable non nécessairement bornée.

Soit  $\langle . \rangle$  l'application moyenne définie sur l'ensemble des fonctions positives périodiques :

$$\begin{aligned} \langle . \rangle : \mathbb{R}^+ \mathbb{R}^+ &\rightarrow \mathbb{R} \\ g &\mapsto \frac{1}{\omega} \int_0^\omega g(t) dt \\ &\text{(de période } \omega) \end{aligned}$$

Si on divise les termes de l'équation (I) par la constante  $S_0 \langle D \rangle$  on trouve :

$$\begin{cases} \frac{d(S/S_0)}{d(t \langle D \rangle)} = (1 - S/S_0) \langle D \rangle^{-1} - \sum_{j=1}^n f_j(S_0 S/S_0) \langle D \rangle^{-1} x_j/S_0, \\ \frac{d(x_i/S_0)}{d(t \langle D \rangle)} = x_i/S_0 (f_i(S_0 S/S_0) \langle D \rangle^{-1} - \langle D \rangle^{-1}), i = 1, \dots, n \\ S(0)/S_0 > 0, x_i(0)/S_0 > 0, \forall i \in \{1, \dots, n\} \end{cases}$$

Par le changement de variables :

$$S/S_0 \leftarrow S, x_i/S_0 \leftarrow x_i \text{ et } \langle D \rangle t \leftarrow t,$$

Le système (I) prend la forme :

$$\begin{cases} \dot{S} = (1-S)D(t) - \sum_{j=1}^n f_j(S) x_j, \\ \dot{x}_i = (f_i(S) - D(t)) x_i. \end{cases} \quad (\text{I})$$

Dans le système ci-dessus  $f_i(S)$  et  $D(t)$  après la substitution représentent les quantités  $f_i(SS_0) \langle D \rangle^{-1}$  et  $D(t \langle D \rangle^{-1}) \langle D \rangle^{-1}$  respectivement (pour préserver la forme initiale de système).

**Proposition 2.1 :** *Le nouveau  $D$  admet deux propriétés remarquables :*

- i)  $D$  est  $\omega \langle D \rangle$ -périodique,*
- ii)  $\langle D \rangle = 1$ .*

**Preuve :**

$$\begin{aligned} i) \quad \langle D \rangle^{-1} D(t \langle D \rangle^{-1}) &= \langle D \rangle^{-1} D(t \langle D \rangle^{-1} + \omega) \\ &= \langle D \rangle^{-1} D((t + \omega \langle D \rangle) \langle D \rangle^{-1}) \end{aligned}$$

$$ii) \quad \langle D \rangle = \frac{1}{\langle D \rangle \omega} \int_0^{\langle D \rangle \omega} \langle D \rangle^{-1} D(t \langle D \rangle^{-1}) dt$$

Le changement de variable  $\tau = t \langle D \rangle^{-1}$  donne :

$$\langle D \rangle = \frac{1}{\langle D \rangle \omega} \int_0^{\omega} D(\tau) d\tau = \frac{\langle D \rangle}{\langle D \rangle} = 1$$

## III- Extinction et survie des espèces

Dans cette partie on veut connaître les conditions suffisantes de l'extinction sur chaque compétiteur.

On a vu auparavant que le système qui modélise la dynamique de population dans un Chémostat périodique s'écrit sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \dot{S} = (1-S)D(t) - \sum_{j=1}^n f_j(S)x_j, \\ \dot{x}_i = (f_i(S) - D(t))x_i. \end{cases} \quad (\text{iii.1})$$

**Proposition 3.1 :**

1. Le cône  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+^n$  est positivement invariant par (iii.1).
2. Les solutions positives de (iii.1) sont asymptotiquement bornées (i.e. le système (iii.1) est dissipatif).

**Preuve :**

1. Pour assurer l'invariance de  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+^n$ , il suffit d'étudier le signe de  $\dot{S}$  et  $\dot{x}_i$  ( $i=1, \dots, n$ ) au voisinage de 0.

Pour la valeur  $S=0$  on a  $\dot{S} = D(t) > 0$  et pour  $x_i=0$  on a  $\dot{x}_i = 0$  (i.e.  $S$  et  $x_i$  sont croissants au voisinage de 0). Il est donc clair que les points  $(S, x_1, \dots, x_n)$  entrent dans la région  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+^n$ .

2. Montrons la bornétude des solutions :

Premièrement, faisons la somme de toutes les équations de (iii.1) :

$$(S + \sum_{i=1}^n x_i)' = D(t) (-S - \sum_{i=1}^n x_i + 1)$$

Qui s'écrit encore:

$$(S + \sum_{i=1}^n x_i - 1)' = -D(t) (S + \sum_{i=1}^n x_i - 1)$$

Alors si l'on utilise le changement  $\Sigma = S + \sum_{i=1}^n x_i - 1$ , on obtient l'équation :

$$\dot{\Sigma}(t) = -D(t) \Sigma(t)$$

Ainsi,

$$\|\Sigma(t)\| = \|\Sigma(0)\| e^{-\int_0^t D(\tau) d\tau}$$

Puisque  $D(t)$  est une fonction continue positive périodique, il existe donc  $m = \min D(t) > 0$ .

Par majoration on aura

$$\begin{aligned} \|\Sigma(t)\| &\leq \|\Sigma(0)e^{-tm}\| \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0 \Rightarrow \Sigma(t) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0 \\ &\Rightarrow S + \sum_{i=1}^n x_i - 1 \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0 \\ &\Rightarrow S + \sum_{i=1}^n x_i \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 1 \end{aligned}$$

Il est donc clair que  $S, x_1, x_2, \dots, x_n$  sont entre 0 et 1 au voisinage de l'infini car ils sont tous positifs. ■

D'après ce qui précède on remarque que le système (iii.1) est équivalent au système :

$$\begin{cases} \dot{\Sigma} = -D(t)\Sigma, \\ \dot{x}_i = (f_i(\Sigma - \sum_{i=1}^n x_i + 1) - D(t))x_i, \\ (\Sigma, x_i) \in \mathbb{R}_+^n \times \mathbb{R}_+^n; i = 1, 2, \dots, n. \end{cases} \quad (\text{iii.2})$$

**Proposition 3.2 :** *La région triangulaire  $\Delta : S + \sum_{i=1}^n x_i = 1, S, x_i (i = 1, \dots, n) \geq 0$ ; est invariante par (iii.2) et est un attracteur global de (iii.1).*

Alors, d'après le théorème de convergence de Thieme [13] les propriétés asymptotiques du système (iii.2) peuvent être déduites en étudiant la réduction en dimension  $n - 1$  de sa limite au voisinage de l'infini :

$$\dot{x}_i = (f_i(-\sum_{i=1}^n x_i + 1) - D(t))x_i, \quad (\text{L})$$

Le système (L) appelé système limite de (iii.2).

**Proposition 3.3 :**

1. *Le système (L) est défini sur l'ensemble :*

$$\Omega = \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^n; \sum_{i=1}^n x_i \leq 1\}$$

2. *L'ensemble  $\Omega = \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^n; \sum_{i=1}^n x_i \leq 1\}$  est positivement invariant pour (L).*

**Preuve :**

1. Dans l'hyperplan  $\Sigma = 0$  on a  $S + \sum_{i=1}^n x_i - 1 = 0 \Rightarrow S + \sum_{i=1}^n x_i = 1$

$$\Rightarrow \sum_{i=1}^n x_i \leq 1.$$

2. Montrons par l'absurde que :

$$\forall x^\circ = (x_1^\circ, x_2^\circ, \dots, x_n^\circ) \in \Omega; x(t, x^\circ) \in \Omega.$$

Tel que  $x_i^\circ = x_i(0)$ .

Supposons que :  $\sum_{i=1}^n x_i^\circ \leq 1$  et que  $\sum_{i=1}^n x_i > 1$

De (L) on a :

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = (f_i(1 - \sum_{j=1}^n x_j) - D(t)),$$

Par intégration simple on a :

$$x_i(t) = x_i(0) e^{\int_0^t (f_i(1 - \sum_{j=1}^n x_j(\tau)) - D(\tau)) d\tau}$$

Donc

$$\sum_{i=1}^n x_i(t) = e^{-\int_0^t D(\tau) d\tau} \sum_{i=1}^n x_i(0) e^{\int_0^t (f_i(1 - \sum_{j=1}^n x_j(\tau)) - D(\tau)) d\tau}$$

D'autre part, par supposition on a

$$\sum_{j=1}^n x_j(t) > 1 \Rightarrow 1 - \sum_{j=1}^n x_j(t) < 0$$

Comme  $f_i$  est croissante et nulle en 0, cela implique :

$$f_i(1 - \sum_{j=1}^n x_j) < f_i(0) = 0.$$

Par conséquent,

$$\sum_{i=1}^n x_i(t) < e^{-\int_0^t D(\tau) d\tau} \sum_{i=1}^n x_i(0)$$

De plus, puisque  $D(t)$  est une fonction positive continue périodique, il existe  $m = \min D(\tau) > 0$ , d'où la contradiction :

$$\sum_{i=1}^n x_i(t) < e^{-mt} \leq 1. \quad \blacksquare$$

**Principe d'exclusion compétitive :**

*Le principe d'exclusion compétitive signifie qu'une seule espèce de micro-organismes peut survivre à long terme, tandis que les autres  $n - 1$  doivent disparaître.*

Le résultat suivant donne une condition suffisante pour éliminer un compétiteur du Chémostat qui est indépendant de la présence ou l'absence des adversaires.

**Proposition 3.4 :** *Pour chaque  $i \in \{1, 2, \dots, n\}$  si  $f_i(1) \leq 1$ , alors  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$ .*

**Preuve :** Si  $x_i(0) = 0$  alors il est clair que  $x_i(t) = 0$ .

Si  $x_i(0) \neq 0$ , soit  $k$  dans  $\mathbb{N}$ , De (L) on a

$$\frac{dx_i(t)}{x_i(t)} = (f_i(S(t)) - D(t)) dt \tag{iii.3}$$

Par intégration simple on a

$$\begin{aligned} \int_{x_i(k\omega)}^{x_i((k+1)\omega)} \frac{dx_i(t)}{x_i(t)} &= \int_{k\omega}^{(k+1)\omega} (f_i(1 - \sum_{i=1}^n x_i) - D(t)) dt < \int_0^\omega (f_i(1) - D(t)) dt \\ &= \omega(f_i(1) - \int_0^\omega D(t) dt) \\ &= \omega(f_i(1) - 1) \leq 0. \end{aligned}$$

D'où

$$x_i((k+1)\omega) < x_i(k\omega)$$

Donc la suite  $\{x_i(k\omega)\}_{k \in \mathbb{N}}$  est de Cauchy, i.e.  $\lim_{k \rightarrow \infty} x_i(k\omega) = l \geq 0$  existe.

Si  $l > 0$ , alors  $\liminf_{t \rightarrow \infty} (x_i(t)) = \varepsilon > 0$ .

Pour  $\tau$  assez grand, on a

$$\begin{aligned} 1 - \sum_{i=1}^n x_i(\tau) &< 1 - n \liminf_{k \rightarrow \infty} (x_i(k\omega)) \text{ puisque la suite } \{x_i(k\omega)\}_{k \in \mathbb{N}} \text{ est décroissante} \\ &< 1 - n\varepsilon. \end{aligned}$$

Soit  $t \geq 0$  quelconque. Intégrant (iii.3)

$$\begin{aligned} \int_{x_i(\tau)}^{x_i(\tau+k\omega)} \frac{dx_i(\eta)}{x_i(\eta)} &= \int_\tau^{\tau+k\omega} (f_i(1 - \sum_{i=1}^n x_i(\eta)) - D(\eta)) d\eta \leq \int_\tau^{\tau+k\omega} (f_i(1 - n\varepsilon) - D(\eta)) d\eta \\ &= k\omega f_i(1 - n\varepsilon) - 1 \end{aligned}$$

Donc

$$x_i(\tau + k\omega) \leq x_i(\tau) e^{k\omega(f_i(1-n\varepsilon)-1)} \xrightarrow[k \rightarrow \infty]{} 0 \text{ (puisque } f_i(1-n\varepsilon)-1 < 0)$$

Donc  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0 = l > 0$  contradiction. Par conséquent,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$ . ■

### Les exposants de Floquet :

Dans toute la suite on suppose que  $f_i(1) < 1$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) pour espérer conserver tous les compétiteurs.

**Proposition 3.5 :** *Il existe une unique fonction positive périodique  $\eta_i$ , telle que*

$$E_i(t) = (0, \dots, 0, \eta_i(t), 0, \dots, 0)$$

est solution de (L).

Si  $x(t) = (0, \dots, 0, x_i(t), 0, \dots, 0)$  est une solution de (L) satisfaite  $x_i(0) > 0$ , alors

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |x_i(t) - \eta_i(t)| = 0 \text{ pour tout } i \in \{1, 2, \dots, n\}$$

**Preuve :** Voir [11] Proposition 3.2. Chapitre 7.

**Théorème 3.6 :** Les exposants de Floquet de la solution périodique  $E_i$  sont données par

$$\lambda_{ij} = \begin{cases} -\langle \eta_i f'_i(1 - \eta_i) \rangle, & (i = j), \\ \langle f_j(1 - \eta_i) \rangle - 1, & (i \neq j), \end{cases}$$

$E_i(t)$  est asymptotiquement stable si  $\lambda_{ij} < 0$  ( $j = 1, 2, \dots, n$ ).

$E_i(t)$  est instable si au moins un exposant  $\lambda_{ij}$  de Floquet est positif.

**Preuve :** L'équation variationnelle correspondant à  $E_i(t)$  est

$$z' = A(t)z,$$

Où

$$A(t) = (a_{ij}(t)) = \begin{pmatrix} f_1(1 - \eta_1) - D - \eta_1 f'_1(1 - \eta_1) & \dots & -f'_1(1 - \eta_1)\eta_1 & \dots & -f'_1(1 - \eta_1)\eta_1 \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ 0 & \dots & f_i(1 - \eta_1) - D & \dots & 0 \\ \vdots & & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & \dots & f_n(1 - \eta_1) - D \end{pmatrix}$$

Note que  $a_{1j} = -f'_1(1 - \eta_1)\eta_1$  ( $j = 2, 3, \dots, n$ ),  $a_{ii} = f_i(1 - \eta_1) - D$  ( $i = 2, 3, \dots, n$ ) et  $a_{ij} = 0$  pour  $i \neq j$   $i = 2, 3, \dots, n$ ,  $j = 1, 2, \dots, n$ .

Un calcul donne la matrice fondamentale  $\Phi(t)$  :

$$\Phi(t) = (\phi_{ij}(t)) = \begin{pmatrix} e^{\int_0^t a_{11}(s)ds} & \dots & u_i(t) & \dots & u_n(t) \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ 0 & \dots & e^{\int_0^t a_{ii}(s)ds} & \dots & 0 \\ \vdots & & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & \dots & e^{\int_0^t a_{nn}(s)ds} \end{pmatrix}$$

Où  $\phi_{1j} = u_j$  ( $j = 2, 3, \dots, n$ ),  $\phi_{ii} = e^{\int_0^t a_{ii}(s)ds}$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) et  $\phi_{ij} = 0$  ( $i \neq j$ ,  $i = 2, \dots, n$ ,  $j = 1, 2, \dots, n$ ).

$u_i(t)$  est donnée par :

$$u_i(t) = \int_0^t \left( a_{1i}(r) e^{\int_r^t a_{11}(s)ds} e^{\int_0^r a_{ii}(s)ds} \right) dr$$

Après calcul de la matrice de monodromie  $\Phi(\omega)$ , Nous obtenons que les valeurs propres de la matrice  $\ln(\Phi(\omega))$  (i.e. les multiplicateurs de Floquet) soient données sous la forme suivante :

$$\lambda_{1j} = \begin{cases} -\langle \eta_1 f_1'(1-\eta_1) \rangle, & (j=1), \\ \langle f_j(1-\eta_1) \rangle - 1, & (j \neq 1). \end{cases}$$



## IV- coexistence

Comme nous l'avons dit au début de la première partie, il y a de très nombreuses méthodes pour assurer la coexistence qui ne sont pas abordé dans ce chapitre. En restant dans les travaux de H. L. Smith et P. Waltman [11], il faut mentionner tout d'abord toutes les profondes recherches récentes concernant les inégalités différentielles, qui nécessitent une étude générale, on les résume dans l'annexe D.

### Coexistence dans le plan :

L'approche par la programmation dynamique et la résolution numérique adaptée à l'équation du Chémostat avec taux de dilution périodique présentent des schémas numériques Convergents vers une solution périodique. Le travail de Waltman [11] Consisterait à se pencher sur la vérification théorique de l'approche numérique de la solution périodique dans le plan, puis la validation de la coexistence grâce à cette dernière.

Dans la suite on suppose que le système (L) est défini sur le plan.

**Théorème 4.1 :** Soit  $x(t, x_0)$  une solution de (L) correspondant à  $x_0 \in \Omega$ . Alors il existe une solution périodique  $p(t)$  de (L) telle que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |p(t) - x(t, x_0)| = 0.$$

**Preuve :** puisque  $\Omega$  est positivement invariant et borné, alors  $x(t, \Omega) \subset \Omega$ , pour tout  $t \geq 0$ , donc l'ensemble  $P(\Omega) = x(\omega, \Omega) \subset \Omega$ , de même  $P(P(\Omega)) = x(\omega, P(\Omega)) \subset \Omega$ , on peut conclure donc que l'orbite de  $x_0$  sous  $P$ ,  $O^+(x_0) = \{x_0, P(x_0), P^2(x_0), \dots\}$  est bornée. Donc le théorème 4.1 est une conséquence directe du théorème D.14.

Avant de lire la suite il vaut mieux passer par les annexes C et D.

**Lemme 4.2 :** Soient  $x_0 \in \Omega$  positive,  $P$  l'application de Poincaré associée au système (L), alors

$$P'(x_0) = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

Satisfait :

- i)  $a > 0, d > 0, c < 0, b < 0$ ;
- ii)  $P'(x_0)$  possède deux valeurs propres  $\mu_1, \mu_2$  telles que  $0 < \mu_1 < \mu_2$ ;
- iii) le vecteur propre  $u_2$  de  $\mu_2$  est strictement positive au sens de Kamke  $0 <_K u_2$ ;
- iv) si  $x$  et  $y$  sont deux points distincts de  $\Omega$  tels qu'au moins un de ces points est positif, et si  $x \leq_K y$ , alors  $P(x) <_K P(y)$ .

**Preuve :**

- i) appliquant directement le théorème D.15 puisque le système est compétitif, irréductible et  $\Omega$   $p$ -convexe.  
 ii) iii) Ces assertions sont des conséquences du théorème C.11.  
 iv) Est une conséquence directe du théorème D.15. ■

La notation suivante sera employée dans la suite :

$$\begin{aligned} E_0 &= (0, 0), \\ E_1 &= E_1(0) = (\eta_1(0), 0), \\ E_2 &= E_2(0) = (0, \eta_2(0)). \end{aligned}$$

On rappelle que  $E_i(t)$  désignent les solutions périodiques obtenues dans la Proposition 3.5. Afin d'éviter toute confusion on écrira  $E_i(t)$  à partir de maintenant chaque fois que nous souhaitons faire référence à des solutions.

**Théorème 4.3 :** *Si l'exposant de Floquet  $\lambda_{12}$  est strictement positif (i.e.  $E_1$  est instable), alors il existe un point fixe  $E_*$  de  $P$  (donc solution périodique de (L)). De plus,  $E_*$  possède les propriétés suivantes :*

- i)  $E_2 \leq_K E_* <_K E_1$ .  
 ii) Pour tout  $x_0 \in \Omega$  tel que  $E_* \leq_K x_0 <_K E_1$ , alors
 
$$\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = E_*. \quad (\text{iv-1})$$
  
 iii) Si  $E_* = E_2$ , alors (iv-1) valide pour tout  $x_0 > 0$ . de plus si  $E_* \neq E_2$  alors  $E_*$  est positive et  $E_2 <_K E_* <_K E_1$ .  
 iv) Les multiplicateurs de Floquet (les valeurs propres de  $P'(E_*)$ )  $\mu_1, \mu_2$  correspondants à  $E_*$  satisfont  $0 < \mu_1 < \mu_2 \leq 1$ .

Les mêmes résultats sont valides si  $\lambda_{21}$  est strictement positif.

**Preuve :**

On commence par le comportement de  $P$  dans un voisinage de  $E_1$ . La dérivée de  $P$  en  $E_1$  est donnée par

$$P'(E_1) = \Phi(\omega) = \begin{pmatrix} e^{\omega\lambda_{11}} & u(\omega) \\ 0 & e^{\omega\lambda_{12}} \end{pmatrix},$$

(voir le théorème B.4.ii et la preuve du théorème 3.6. le sous espace propre de la valeur propre  $e^{\omega\lambda_{11}}$  (resp.  $e^{\omega\lambda_{12}}$ ) ( $e^{\omega\lambda_{11}} < 1$  puisque  $E_1$  est instable) est engendré par le vecteur  $^T(1, 0)$  (resp.  $v = (-1, (e^{\omega\lambda_{11}} - e^{\omega\lambda_{12}})/u(\omega))$ ).

Il est clair que  $v <_K 0$  puisque  $u(\omega) < 0$ .

Considérons l'action de  $P$  au voisinage de  $w(\varepsilon) = E_1 + \varepsilon v$ , En choisissant  $\varepsilon$  positif et assez petit, le développement de Taylor  $P(w(\varepsilon))$  au voisinage de  $E_1$  donne

$$P(w(\varepsilon)) = P(E_1) + (w(\varepsilon) - E_1)P'(E_1) + o_{\varepsilon \rightarrow 0}((w(\varepsilon) - E_1))$$

Et puisque  $E_1$  est une solution périodique (donc point fixe de  $P$ ) alors

$$P(w(\varepsilon)) = E_1 + \varepsilon P'(E_1)v + o_{\varepsilon \rightarrow 0}(\varepsilon)v$$

On voit alors que

$$\begin{aligned} P(w(\varepsilon)) - w(\varepsilon) &= -\varepsilon v + \varepsilon P'(E_1)v + o_{\varepsilon \rightarrow 0}(\varepsilon)v \\ &= -\varepsilon v + \varepsilon e^{\omega \lambda_2} v + o_{\varepsilon \rightarrow 0}(\varepsilon)v \\ &= \varepsilon (e^{\omega \lambda_2} - 1 + o_{\varepsilon \rightarrow 0}(\varepsilon)/\varepsilon)v \\ &\approx \varepsilon (e^{\omega \lambda_2} - 1)v \text{ (puisque } o_{\varepsilon \rightarrow 0}(\varepsilon)/\varepsilon \sim 0) \\ &<_K 0 \text{ (puisque } v <_K 0), \end{aligned}$$

c'est-à-dire que pour  $\varepsilon_0 > 0$  on a

$$P(w(\varepsilon)) <_K w(\varepsilon) \text{ pour tout } \varepsilon \in (0, \varepsilon_0]. \quad (\text{iv-2})$$

Supposons que  $\varepsilon_0$  est petit de telle manière que

$$E_2 <_K w(\varepsilon) <_K E_1 \text{ pour tout } \varepsilon \in (0, \varepsilon_0]. \quad (\text{iv-3})$$

Si on applique le Corollaire D.13. i)  $n$ -fois sur (iv-2) et (iv-3) on retrouve que

$$P^{n+1}(w(\varepsilon)) <_K P^n w(\varepsilon)$$

et

$$E_2 <_K P^{n+1}(w(\varepsilon)), P^n(w(\varepsilon)) <_K E_1$$

respectivement (puisque  $E_1, E_2$  sont deux points fixe de  $P$ ), ce qui nous donne

$$E_2 <_K P^{n+1}(w(\varepsilon)) <_K P^n(w(\varepsilon)) <_K E_1$$

On voit que la majoration et la minoration ne dépendent pas de  $n$ , donc il existe  $E_\varepsilon$  tel que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(w(\varepsilon)) = E_\varepsilon, \quad (\text{iv-4})$$

avec

$$E_2 \leq_K E_\varepsilon <_K E_1. \quad (\text{iv-5})$$

Par continuité de  $P$ , on a

$$P(E_\varepsilon) - E_\varepsilon = P(\lim_{n \rightarrow \infty} P^n w(\varepsilon)) - \lim_{n \rightarrow \infty} (P^n w(\varepsilon)) = \lim_{n \rightarrow \infty} P^{n+1}(w(\varepsilon)) - \lim_{n \rightarrow \infty} (P^n w(\varepsilon)) = 0$$

Donc  $E_\varepsilon$  est un point fixe de  $P$ . Il reste à montrer que  $E_\varepsilon$  ne dépend pas de  $\varepsilon$ . Si  $0 < \varepsilon < \varepsilon'$ ,

alors  $E_2 <_K w(\varepsilon') <_K w(\varepsilon) <_K E_1$ , donc  $E_2 <_K E_{\varepsilon'} \leq_K E_\varepsilon <_K E_1$ . Posons  $E_* = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} E_\varepsilon$ . Alors par

continuité de  $P$  on a  $P(E_*) = E_*$  et  $E_2 \leq_K E_{\varepsilon'} \leq_K E_* \leq_K E_1$ .

Soit  $\varepsilon_1 > 0$  assez petit tel que  $\varepsilon_1 \in (0, \varepsilon_0]$  montrons par l'absurde que  $E_{\varepsilon_1} <_K w(\varepsilon_0)$ , si on suppose l'inverse, alors comme  $E_{\varepsilon_1} <_K w(\varepsilon_1)$ , il existe  $\varepsilon_2 \in (\varepsilon_1, \varepsilon_0]$  tel que  $E_{\varepsilon_1} <_K w(\varepsilon_1)$ , si on applique le Corollaire D.13. i) sur cette dernière et on utilise le résultat (iv-2) pour  $\varepsilon_2$  on trouve  $E_{\varepsilon_1} \leq_K P(w(\varepsilon_2)) <_K w(\varepsilon_2)$  ce qui contredit  $E_{\varepsilon_1} <_K w(\varepsilon_2)$ , donc  $E_{\varepsilon_1} <_K w(\varepsilon_0)$ . et puisque  $\varepsilon_1$  est fixé,  $E_{\varepsilon} <_K w(\varepsilon_0)$  pour tout  $\varepsilon \in (0, \varepsilon_0]$ . par conséquent,  $E_* \leq_K w(\varepsilon_0)$ . en combinant les deux inégalités qu'on a démontrées, on obtient  $E_{\varepsilon_0} \leq_K E_{\varepsilon} \leq_K E_* \leq_K w(\varepsilon_0)$ , et si on applique le Corollaire D.13. i)  $n$ -fois, on voit que  $E_{\varepsilon_0} \leq_K E_{\varepsilon} \leq_K E_* \leq_K P^n(w(\varepsilon_0))$ , on conclut en utilisant le résultat (iv-4) pour  $\varepsilon_0$  que  $E_{\varepsilon_0} \leq_K E_{\varepsilon} \leq_K E_* \leq_K E_{\varepsilon_0}$ , c'est-à-dire  $E_{\varepsilon} = E_*$ .

i) Cette assertion est triviale à partir du résultat (iv-5) et l'égalité  $E_{\varepsilon} = E_*$ .

ii) Si  $x_0 \in \Omega$  tel que  $E_* \leq_K x_0 <_K E_1$ , alors  $x_0 <_K w(\varepsilon)$  pour  $\varepsilon$  assez petit. En utilisant le Corollaire D.13. i), on obtient  $E_* \leq_K P^n(x_0) <_K P^n(w(\varepsilon))$ , et puisque  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(w(\varepsilon)) = E_{\varepsilon} = E_*$ , alors l'assertion ii) devient immédiate.

iii) Si  $x_0 \in \Omega$  est positive, alors on peut trouver  $Y = (0, Y_2)$  et  $Z = (Z_1, 0)$  dans  $\Omega$  tels que  $Y <_K x_0 <_K Z$ , si on applique le Corollaire D.13. i), on obtient  $P^n(Y) \leq_K P^n(x_0) \leq_K P^n(Z)$ , à l'aide du théorème D.14 on a  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = \hat{x}$ , et comme  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(Y) = E_2$  et  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(Z) = E_1$  (puisque  $E_2$  (resp.  $E_1$ ) est le point fixe de  $P$  sur l'axe des abscisses (resp. ordonnées)), alors  $E_2 \leq_K \hat{x} \leq_K E_1$ . puisque  $\lambda_{12} > 0$ , alors la variété stable de  $E_1$  est incluse dans l'axe des abscisses, et donc  $E_1 \neq \hat{x}$ . Le théorème fondamental de calcul donne

$$E_1 - \hat{x} = P(E_1) - P(\hat{x}) = \int_0^1 P'(tE_1 + (1-t)\hat{x})(E_1 - \hat{x}) dt.$$

On conclut en utilisant le lemme 4.3.i) que  $0 <_K E_1 - \hat{x}$ , c'est-à-dire  $\hat{x} <_K E_1$ . D'après l'assertion précédente (puisque  $E_* = E_2 \leq_K \hat{x} <_K E_1$ ) on a:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = \hat{x} = P(\hat{x}) = P^n(\hat{x}) = \lim_{n \rightarrow \infty} P^n(\hat{x}) = E_*.$$

Si  $E_* \neq E_2$ , alors  $E_2 <_K E_*$  et puisque  $0 <_K E_2$ , alors  $E_*$  est positif et  $E_2 <_K E_* <_K E_1$ .

iv) D'après l'assertion ii), si  $E_* = E_2$  alors  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = E_*$  pour tout  $x_0$  tel que  $E_2 \leq_K x_0 <_K E_1$ . On peut montrer que  $\lambda_{21} \leq 0$  par l'absurde, si on suppose que  $\lambda_{21} > 0$ , alors la variété stable de  $E_2$  est incluse dans l'axe des ordonnées, ce qui contredit (iv-1).

Comme  $\lambda_{21} \leq 0$  le Théorème 3.6 montre que  $0 < \mu_1 < \mu_2 \leq 1$ .

Si  $E_* \neq E_2$ , l'assertion précédente montre que  $E_2 <_K E_* <_K E_1$ . et d'après le lemme précédent les valeurs propres  $\mu_1$  et  $\mu_2$  de  $P'(E_*)$  satisfont  $0 < \mu_1 < \mu_2$  (il reste à montrer que  $\mu_2 \leq 1$ ).

Supposons que  $\mu_2 > 1$ , le vecteur propre  $u_2$  de  $\mu_2$  est strictement positive au sens de Kamke. Si on refait le début de la preuve mais avec  $w(\varepsilon) = E_* + \varepsilon u_2$ , on retrouve

$$E_* <_K w(\varepsilon) <_K P(w(\varepsilon)) <_K E_1$$

ce qui implique que  $E_* <_K x_0 <_K E_1$ , donc  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = \hat{x}$  tel que  $E_* <_K \hat{x}$ . Mais il ne faut pas oublier que  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = E_*$  par ii), contradiction, cela conclut la preuve. ■

Le domaine d'attraction de  $E_*$  est l'ensemble

$$W^+(E_*) = \{x_0 \in \Omega; P^n(x_0) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} E_*\}$$

Si  $E_* \neq E_2$ , alors

$$\{x_0 \in \Omega; E_* \leq_K x_0 <_K E_1\} \subset W^+(E_*),$$

et si  $E_* = E_2$  alors

$$\{x_0 \in \Omega; x_0 \text{ est positive}\} = W^+(E_*).$$

Dans les autres cas le domaine  $W^+(E_*)$  contient un ouvert.

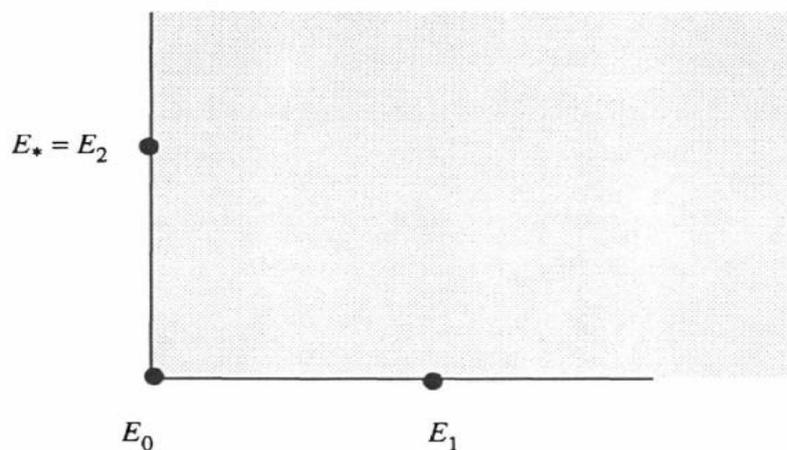
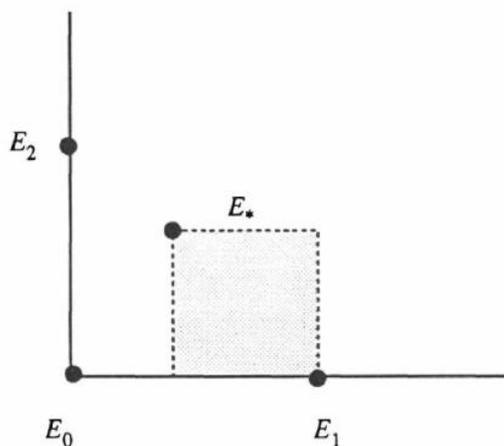


Figure iv.1

La région en gris représente  $W^+(E_*)$ . Dans la première figure  $E_*$  est positive et représente une solution positive périodique (coexistence). Dans la deuxième figure,  $E_* = E_2$  est un attracteur de tout  $x_0$  positif.

On a déjà énoncé dans le théorème 4.3 que les mêmes résultats de ce théorème sont valides si  $\lambda_{21}$  est strictement positif. Si on suppose que  $\lambda_{21} \geq \lambda_{12}$  alors il existe un point fixe  $E_{**}$  de  $P$  (donc solution périodique de (L)) possède les propriétés suivantes :

$$i) \quad E_2 <_K E_{**} \leq_K E_1.$$

ii) Pour tout  $x_0 \in \Omega$  tel que  $E_2 <_K x_0 \leq_K E_{**}$ , alors

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = E_{**}. \quad (\text{iv-1})$$

iii) Si  $E_{**} = E_1$ , alors (iv-1) valide pour tout  $x_0 > 0$ . de plus si  $E_{**} \neq E_1$  alors  $E_{**}$  est positive et  $E_2 <_K E_{**} <_K E_1$ .

iv) Les multiplicateurs de Floquet (les valeurs propres de  $P'(E_{**})$ )  $\mu_1, \mu_2$  correspondants à  $E_{**}$  satisfont  $0 < \mu_1 < \mu_2 \leq 1$  (donc  $E_{**}$  est stable).

Le théorème 4.3 montre que les cas où  $\lambda_{12} > 0$  et  $E_* = E_2$  ou  $\lambda_{21} > 0$  et  $E_{**} = E_1$  correspondant à l'exclusion compétitive. D'autre part, si les valeurs  $\lambda_{12}$  et  $\lambda_{21}$  sont strictement positives toutes les deux, alors  $E_*$  et  $E_{**}$  sont strictement positives, Le résultat suivant montre dans ce cas que toute solution avec valeur initiale positive converge vers une solution périodique positive.

**Corollaire 4.4 :** Si les exposants de Floquet  $\lambda_{12}$  et  $\lambda_{21}$  sont strictement positifs, alors il existe deux points fixe de  $P$  (il est possible que  $E_* = E_{**}$ ) possèdent les propriétés suivantes :

$$i) \quad E_2 <_K E_{**} \leq_K E_* <_K E_1,$$

$$ii) \quad \lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = E_{**} \text{ si } E_2 <_K E_{**} \leq_K E_1,$$

$$iii) \quad \lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = E_* \text{ si } E_* \leq_K x_0 <_K E_1.$$

iv) Si  $x_0$  et positive, alors il existe un point fixe  $\bar{x}$  de  $P$  satisfait  $E_{**} \leq_K \bar{x} \leq_K E_*$  tel que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = \bar{x}.$$

v) Les multiplicateurs de Floquet de  $E_{**}$  et  $E_*$  satisfont la propriété iv) de théorème précédent.

vi) Si  $E_{**} = E_*$ , alors  $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = E_*$  valide pour tout  $x_0 > 0$ .

Le Corollaire 4.4 montre que si  $\lambda_{12}$  et  $\lambda_{21}$  sont strictement positifs, alors les deux solutions  $E_{**}$  et  $E_*$  sont instables, l'ensemble  $B = \{x \in \Omega; E_{**} \leq_K x \leq_K E_*\}$  est un attracteur de l'orbite de tout point de  $\Omega$ . Autrement dit, toute solution de (L) correspondant à une valeur initiale

positive est asymptotique à une solution positive périodique. La figure suivante illustre le résultat.

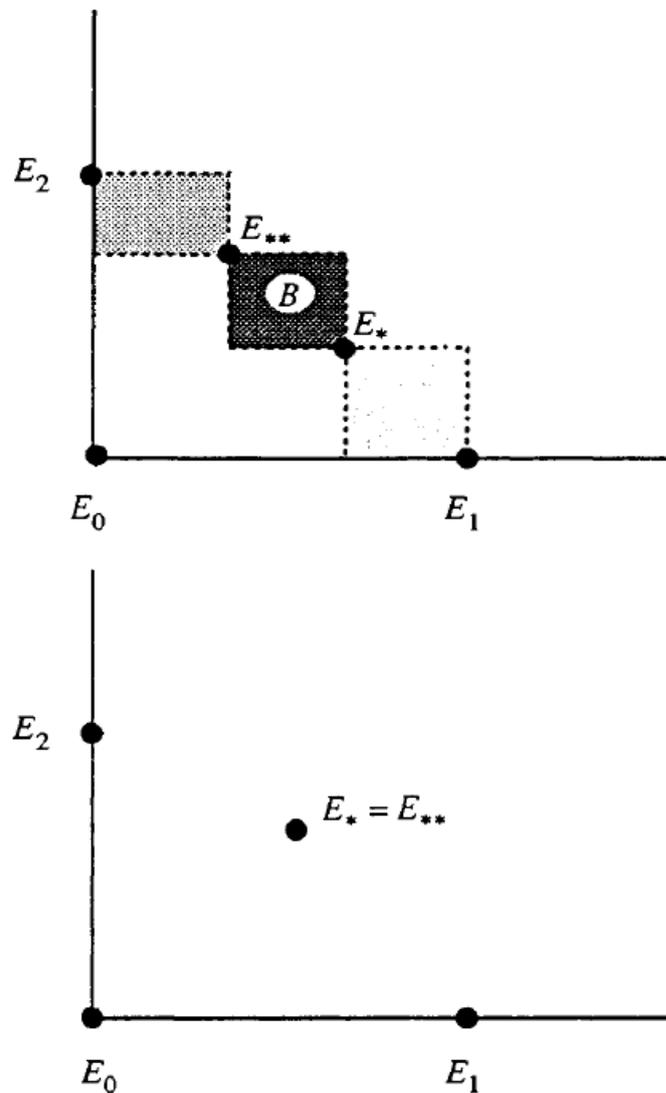


Figure iv.2

La première (i.e. deuxième) figure illustre le cas général  $E_* \neq E_{**}$  (i.e. le cas  $E_* = E_{**}$ ).

## Conclusion :

Le résultat principal du théorème 4.3 prouve que la solution correspondante à (L) doit approcher une solution périodique positive. Ce fait peut être exploité pour donner des conditions nécessaires simples pour la coexistence (ou des conditions suffisantes pour l'exclusion compétitive). Si on suppose que  $x(t)$  est une solution périodique de (L). Le résultat 1 de la proposition 3.3 montre que  $0 < S(t) = 1 - x_1(t) - x_2(t) < 1$ .

De (L) on a

$$\frac{dx_i(t)}{x_i(t)} = (f_i(S(t)) - D(t)) dt, \text{ pour } i = 1, 2 ;$$

Par intégration simple on a

$$\int_{x_i(0)}^{x_i(\omega)} \frac{dx_i(t)}{x_i(t)} = \int_0^\omega (f_i(S(t)) - D(t)) dt, \text{ pour } i = 1, 2 ;$$

Comme  $x(t)$  est périodique de période  $\omega$  on a

$$\int_{x_i(\omega)}^{x_i(\omega)} \frac{dx_i(t)}{x_i(t)} = \omega \left( \frac{1}{\omega} \int_0^\omega (f_i(S(t)) dt - \frac{1}{\omega} \int_0^\omega D(t) dt \right), \text{ pour } i = 1, 2 ;$$

C'est-à-dire

$$0 = \omega (\langle f_i(S(t)) \rangle - 1), \text{ pour } i = 1, 2 ;$$

Par conséquent,

$$\langle f_1(S(t)) \rangle = \langle f_2(S(t)) \rangle = 1.$$

Donc

$$\int_0^\omega (f_2(S(t)) - f_1(S(t))) dt = 0.$$

Il est clair donc que la fonction  $f_2(S(t)) - f_1(S(t))$  change de signe, et puisque  $S(t) \neq 0$  alors  $f_i(S(t)) \neq 0$ , donc il existe  $0 < S^* < 1$  tel que  $f_2(S^*) - f_1(S^*) = 0$ .

Si en particulier pour  $S = S^*$  le système (L) devient

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = x_1(t)(f_1(S(t)) - D(t)) \\ \dot{x}_2(t) = x_2(t)(f_2(S(t)) - D(t)) \end{cases} ,$$

si on divise les deux équations précédente l'une sur l'autre on a alors

$$\dot{x}_1(t)/x_1(t) = \dot{x}_2(t)/x_2(t)$$

d'où par intégration

$$x_2(t)/x_1(t) = x_2(0)/x_1(0) > 0,$$

Ce qui prouve finalement la coexistence des deux espèces.

## Simulations numériques:

Avec l'appui du logiciel MATLAB et la programmation dynamique, nous nous proposons d'étudier le comportement asymptotique de l'équation (I). On choisit la fonction de Michaelis-Menten  $f_i(S) = m_i S / (a_i + S)$  comme fonction de réponse (le modèle de Monod), Afin d'améliorer l'approche numérique, on prend le taux de dilution sous la forme  $D(t) = a + b \sin(\omega t)$ .

A titre d'exemple, la figure-iv.1 représente la croissance de  $S$ ,  $x_1$  et  $x_2$  en fonction du temps  $t$ . On peut noter que les graphes sont des oscillations. Ce qui nous donne des courbes fermées par projection sur l'espace.

Le Script de la fonction Chémostat avec taux de dilution périodique est le suivant :

```
function [y]=Chemostat(a, b, w, So, X1o, X2o, a1, a2, m1, m2, T0, Tm);
% fonction de système du Chémostat(a, b, w, So, X1o, X2o, a1, a2, m1, m2,
T0, Tm)
% la fonction chemostat possède les paramètres suivants :
% a, b sont les composantes de D(t) = a + b*sin (w*t) (D est le taux
de dilution periodique de
% periode w);
% So > 0, X1o > 0, X2o > 0 sont les conditions initiales du système;
% a1, a2, m1, m2 les paramètres des fonctions de Monod (on peut l'appelée
aussi fonction de Michaelis-Menten) f1 et f2.
% T0,Tm sont les bornes d'intervalle du temps [T0 Tm];
tspan = [T0; Tm];
y0 = [So X1o X2o]';
% vérifiez (a,b,w,a1,a2,m1,m2);
options = odeset('RelTol',1e-8,'AbsTol',[1e-8 1e-8 1e-8]);
[t y] = ode45(@Monod,tspan,y0,options,a,b,w,a1, a2, m1, m2);

%-----
-

figure;
%le graphe(t,y(:,1),':',t,y(:,2),'-.',t,y(:,3),'');
plot(t,y(:,1),':',t,y(:,2),'-.',t,y(:,3),'--');
zoom on;
Smax=max(y(:,1));
X1max=max(y(:,2));
X2max=max(y(:,3));
Ycoord=[Smax X1max X2max ];
title('Figure-iv.3 : Modèle Chémostat avec taux de dilution periodique
S(t)-substrat; X1(t) et X2(t)- les deux micro-organismes');
xlabel('Le temps t en jours ');
ylabel('S(t) X1(t) X2(t)');
grid on;
S = 'Smax=';
Smax=num2str(Smax);
S_leg = strcat(S,Smax);
```

```

X1max=num2str(X1max);
X1 = 'X1max=';
X1_leg = strcat(X1,X1max);
X2max=num2str(X2max);
X2 = 'X2max=';
X2_leg = strcat(X2,X2max);
legend(S_leg,X1_leg,X2_leg);
axis( [ 0, Tm, 0, max(Ycoord)+ max(Ycoord)/3] );
figure
plot3(y(:,1),y(:,2),y(:,3)),grid on;
xlabel('s');ylabel('x1');zlabel('x2')
title('Figure-iv.4:Chémostat de type Monod avec taux de dilution periodique
');
```

-----

```

function dydt = Monod(t,y,a, b, w, a1, a2, m1, m2)
    U=a+b*sin(w*t);
dydt = [
    (1-y(1))*U-(m1*y(1)*y(2))/(a1+y(1))-(m2*y(3)*y(1))/(a2+y(1))
    ((m1*y(1))/(a1+y(1))-U)*y(2)
    ((m2*y(1))/(a2+y(1))-U)*y(3)
];
```

-----

On tape sous la fenêtre des commandes de MatLab la commande suivante

```
>> Chemostat(1,0.1,1,0.05,0.4283661,0.2878206,0.05,0.65,1.155,3,0,50)
```

Le résultat sera affiché à travers les figures suivantes :

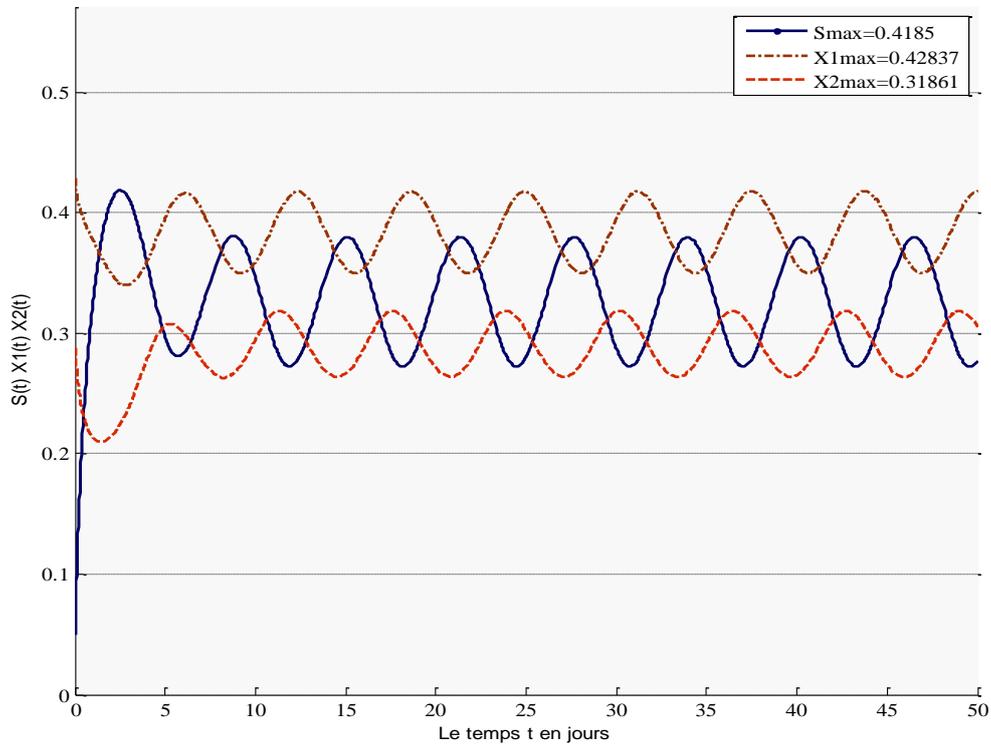
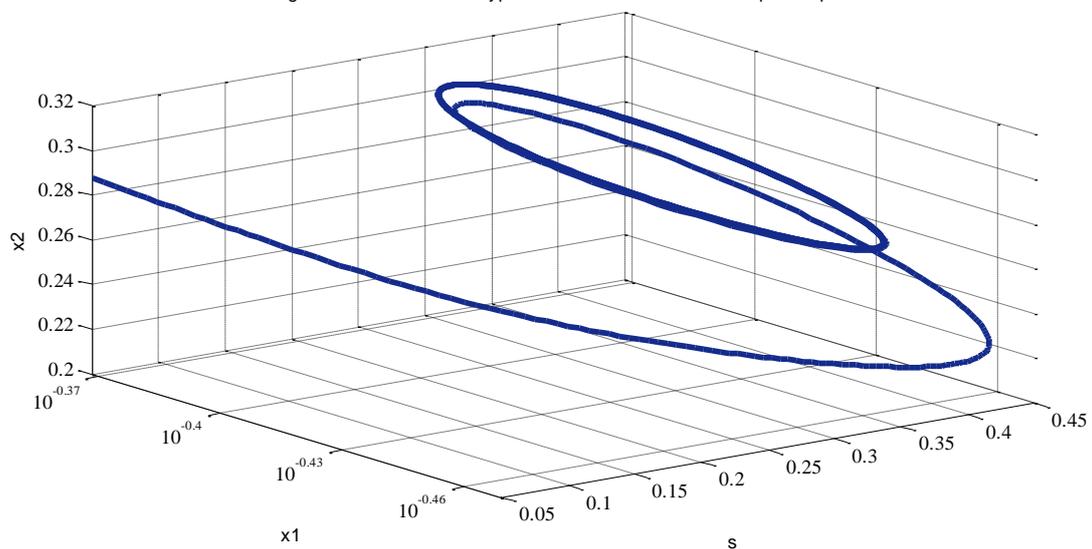
Figure-iv.3 : Modèle Chémostat avec taux de dilution périodique  $S(t)$ -substrat;  $X_1(t)$  et  $X_2(t)$ - les deux micro-organismes

Figure-iv.4: Chémostat de type Monod avec taux de dilution périodique



La figure iv.3 montre la coexistence de deux compétiteurs dans le système initial (I), et la figure iv.4 montre l'existence des solutions périodiques positives pour le système initial (I).

# Annexe A : Stabilité des solutions d'équations différentielles autonomes

Soit le système explicite autonome :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) \\ x(0) = x_0 \end{cases} \quad f : U \underset{\text{ouvert}}{\subset} \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n \quad (\text{A.1})$$

Où  $f$  est une application de classe  $C^1$ ,  $U$  est un ouvert de  $\mathbb{R}^n$  et  $x_0 \in U$ . On a pris  $t_0 = 0$  car le système est autonome.

Notons les fonctions composantes de  $f$  :

$$\forall x \in U, \quad f(x) = (f_1(x), \dots, f_n(x)) \in \mathbb{R}^n.$$

Comme  $f$  est de classe  $C^1$ , il y a existence et unicité de ce problème de Cauchy.

Un point  $\hat{x}$  est appelé point d'équilibre du système (A.1) si  $f(\hat{x}) = 0$ ,  $x(t) = \hat{x}$  est donc une solution du système; pour le système Chémostat cela peut correspondre à un état d'équilibre.  $\hat{x}$  est aussi appelé zéro ou point singulier du champ de vecteurs  $f$ . Lorsque  $t$  évolue, chaque point du plan de phase "bouge" le long des trajectoires qui passent par ce point : on définit ainsi le flot du système d'équations différentielles (A.1). De façon plus théorique, pour chaque point  $x$  de  $U$ , il existe une unique solution  $\Phi(t)$  définie sur un intervalle maximal de  $\mathbb{R}^n$  telle que  $\Phi(t)$  valant  $x$  en 0 (dépend de ce point initial  $x$ ). On peut donc définir le flot  $\Phi(t, x) : \Omega \subset \mathbb{R} \times U \rightarrow U$ . On le note souvent  $\Phi_t(x)$ . C'est la solution passant en  $x$  pour  $t = 0$ . On a en particulier  $\Phi_t(\hat{x}) = \hat{x}$ ,  $\hat{x}$  est donc aussi appelé le point stationnaire ou le point fixe du flot.

## Stabilité au sens de Lyapunov :

**Stabilité :** Le point d'équilibre  $\hat{x}$  est dit équilibre stable si pour toute boule ouverte  $B(\hat{x}; \varepsilon)$  il existe une autre boule  $B(\hat{x}; \delta_\varepsilon) \subset B(\hat{x}; \varepsilon)$  telle que si  $x \in B(\hat{x}; \delta_\varepsilon)$ , alors  $\Phi_t(x) \in B(\hat{x}; \varepsilon)$  pour tout  $t \geq 0$ .

Cette définition s'interprète de la manière suivante :

$$\forall \varepsilon > 0 \exists \delta_\varepsilon > 0 \text{ telle que } \|x - \hat{x}\| < \delta_\varepsilon \Rightarrow \|\Phi_t(x) - \Phi_t(\hat{x})\| < \varepsilon.$$

Si cette condition n'est pas satisfaite, l'équilibre est instable.

**Stabilité asymptotique :** Le point d'équilibre  $\hat{x}$  est dit équilibre asymptotiquement stable s'il est stable et  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|\Phi_t(x) - \Phi_t(\hat{x})\| = 0, \forall x \in B(\hat{x}; \delta_\varepsilon)$ .

L'équilibre  $\hat{x}$  est globalement asymptotiquement stable si  $\delta_\varepsilon$  assez grand.

**Stabilité exponentielle :** Le point d'équilibre  $\hat{x}$  est dit équilibre exponentiellement stable si

$\forall \varepsilon > 0 \exists \alpha > 0, \beta > 0$  et  $\delta_\varepsilon > 0$  telle que  $\|x - \hat{x}\| < \delta_\varepsilon \Rightarrow \|\Phi_t(x) - \Phi_t(\hat{x})\| \leq \alpha \|x - \hat{x}\| e^{-\beta t}$ .

**Dérivée totale :** On considère le système (A.1), soit  $\mathcal{V} : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  une fonction admet des dérivées partielles sur  $U$ .

On définit la dérivée totale  $\dot{\mathcal{V}}$  pour le système (J) par :

$$\dot{\mathcal{V}}(x) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial \mathcal{V}}{\partial x_i}(x) f_i(x)$$

**Théorème A.1 :** Soient  $\hat{x}$  un point d'équilibre pour le système (A.1),  $\mathcal{V} : W \subset U \rightarrow \mathbb{R}^n$

Une fonction continûment différentiable sur  $W - \{\hat{x}\}$ , telle que

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

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

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

De plus, si (ii) est remplacé par :

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

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

De plus, si (ii) est remplacé par :

(iv)  $\dot{\mathcal{V}}(x) > 0$  pour tout  $x \in W - \{\hat{x}\}$ , alors le point d'équilibre  $\hat{x}$  est instable.

De plus, si les conditions (i), (iii) et la condition suivante :

(v)  $\lim_{\|x\| \rightarrow \infty} \mathcal{V}(x) = \infty$ ,

Sont satisfaites, alors  $\hat{x}$  est globalement asymptotiquement stable.

**Orbite :** On appelle orbite de (A.1) une classe d'équivalence de la relation :

$$"x_1 \sim x_2 \text{ si } \exists t \text{ tel que } \Phi_t(x_1) = x_2 \vee \Phi_t(x_2) = x_1"$$

Autrement dit,  $x_1 \sim x_2$  si  $x_1$  et  $x_2$  appartiennent à la même courbe intégrale maximale.

On appelle orbite d'un point la courbe intégrale maximale passant par ce point. De façon analytique l'orbite d'un point  $x$  est définie comme suit :

$$\Gamma(x) = \{\Phi_t(x); t \in \mathbb{R}\}$$

**Portrait de phases :** partition de  $\mathbb{R}^n$  par les orbites munies de leur sens de parcours.

**Orbite périodique** : On appelle cycle ou orbite périodique une trajectoire isolée de (A.1) non réduite à un point et fermée (difféomorphe à un cercle, i.e. telle qu'il existe  $T > 0$  vérifiant  $\Phi_{t+T}(x) = \Phi_t(x) = x$ ).

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

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

**Variété invariante** : Ensemble invariant qui est une sous variété de  $\mathbb{R}^n$ .

**Théorème A.2** : Soient  $\nu: W \underset{\text{voisinage de } \hat{x}}{\subset} U \rightarrow \mathbb{R}^n$  une fonction de Lyapunov d'un point d'équilibre libre  $\hat{x}$ ,  $V_\sigma = \{x \in W; \nu(x) \leq \sigma\}$ . Si  $V_\sigma$  est fermé  $\forall \sigma > 0$ , alors  $V_\sigma$  est positivement invariant.

**Ensemble  $\omega$ -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  $\omega$ -limite de  $x$ , plus précisément :

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

**Ensemble  $\alpha$ -limite** : L'ensemble des points d'accumulation de  $\Gamma_-(x) = \{\Phi_t(x); t < 0\}$  est appelé ensemble  $\alpha$ -limite de  $x$ , plus précisément :

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

**Propriétés A.3** : L'ensemble  $\omega$ -limite d'un point  $x$  de  $U$  possède les propriétés suivantes :

- i)  $\omega(\Phi_t(x)) = \omega(x)$  pour tout  $t$ .
- ii)  $\omega(x)$  est invariant.
- iii)  $\forall z \in \omega(x), \Gamma(z) \subset \omega(x)$ .

De plus, si  $\Gamma_+(z) = \{\Phi_t(x); t \in \mathbb{R}^+\} \subset K$  ( $K$  compact) alors

- iv)  $\omega(x)$  est un compact non vide connexe.

**Ensemble absorbant** : Une partie  $A_0 \subset U$  est dite absorbante pour (A.1) si pour toute partie bornée  $A$  de  $U$  il existe  $t_0 = t_0(A)$  tel que

$$\Phi_t(A) \subset A_0 \text{ pour tout } t \geq t_0$$

Le système (A.1) est dit dissipatif s'il possède un ensemble absorbant borné.

**Ensemble attractant :** Une partie  $A$  de  $U$  est dite ensemble attractant s'elle est incluse dans un compact absorbant  $A_0$  tel que

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

Le bassin d'attraction de  $A$  est l'ensemble

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

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

**Attracteur global :** Un ensemble  $\mathfrak{A}$  est un attracteur global d'un système dissipative si  $\mathfrak{A}$  est une partie compacte, connexe, invariante, et  $\omega(B) \subset \mathfrak{A}$  pour tout ensemble borné  $B$ .

**Théorème A.4 :** Tout système dissipative possède un seul attracteur global.

# Annexe B : Stabilité des solutions périodiques d'équations différentielles non autonomes

Considérons le système périodique général suivant :

$$\dot{x} = f(t, x) \quad (\text{B.1})$$

Avec  $x \in \mathbb{R}^n$ ,  $t \in \mathbb{R}^n$ ,  $f : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  continûment différentiable et  $\omega$ -périodique en  $t$ .

Soit  $\gamma(t)$  une solution  $\omega$ -périodique de (1). L'équation variationnelle de (1) correspond à  $\gamma(t)$  est définie par :

$$y = \frac{\partial f}{\partial x}(t, \gamma(t)) y \quad (2)$$

Soit  $\Phi(t)$  la matrice fondamentale de (2), la matrice  $\Phi(\omega)$  est appelée la matrice de monodromie; les multiplicateurs de Floquet de (2) sont les valeurs propres de  $\Phi(\omega)$ , si  $\mu$  est un multiplicateur de la forme  $e^{\omega\lambda}$ , alors,  $\lambda$  appelée un exposant de Floquet.

**Remarques :** La matrice de monodromie possède la propriété remarquable :

- $\forall k \in \mathbb{N}$ ,  $\Phi(k\omega) = \Phi(\omega)^k$ ,

### **Théorème B.1 : (Critère de Routh)**

Soit  $\mu_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  le spectre de la matrice de monodromie définie comme précédemment, La stabilité locale de la solution est alors déterminée par les  $n$  valeurs propres en appliquant la règle suivante :

- ✓ La solution périodique est linéairement stable si pour tout  $i = 1, \dots, n$  on a  $|\mu_i| < 1$ .
- ✓ La solution périodique est linéairement instable s'il existe  $i$ ;  $1 \leq i \leq n$  tel que  $|\mu_i| > 1$ .

**Remarques :** En termes d'exposants de Floquet ( $\mu_i = e^{\omega\lambda_i}$ ); la condition pour la stabilité est que  $\text{Re}(\lambda_i) < 0$ ,  $\forall i \in \{1, \dots, n\}$ , et la condition pour l'instabilité est qu'il existe  $j \in \{1, \dots, n\}$  tel que  $\text{Re}(\lambda_j) > 0$ .

**Définition B.2 :** Soit  $x(t, x_0)$  une solution de (B.1) satisfaite  $x(0) = x_0$ ; l'application de Poincaré est définie par :

$$P(x_0) = x(\omega, x_0)$$

Où  $\omega$  est la période de  $f$ .

L'orbite de  $x_0$  sous  $P$  est l'ensemble  $O^+(x_0) = \{x_0, Px_0, P^2x_0, \dots\}$  tel que  $P^n$  est la  $n$ -ème composition de  $P$  avec lui-même.

**Théorème B.3 :** L'application de Poincaré possède les propriétés suivantes :

i) Au voisinage d'une orbite périodique,  $P$  est une application monotone de classe  $C^1$ , de plus

$$\mathcal{DP}(x_0) = \frac{\partial x}{\partial x_0}(\omega, x_0) = \psi(\omega),$$

La matrice  $\psi(\omega)$  est tout simplement la matrice obtenue en supprimant la  $n$ -ème ligne et la  $n$ -ème colonne de la matrice de monodromie  $\Phi(\omega)$ , et donc les  $n-1$  premiers multiplicateurs de Floquet sont les valeurs propres du dérivé  $\mathcal{DP}(x_0)$ .

ii) L'orbite  $\Gamma(x_0)$  d'un point  $x_0$  est périodique si  $x_0$  est un point fixe de  $P$ .

**Théorème B.4 :** Si toutes les valeurs propres de  $\mathcal{DP}(x_0)$  sont de module  $< 1$ , alors pour tout  $x$  suffisamment proche de  $x_0$ ,  $P^n(x)$  converge vers  $x_0$  exponentiellement vite quand  $n \rightarrow \infty$ .

## Annexe C : Analyse matricielle

Pour toute norme  $x \rightarrow \|x\|$ ; l'application :

$$A \rightarrow \|A\| = \sup_{\|x\|=1} \|Ax\|$$

Définit une norme sur  $\mathcal{M}_n(\mathbb{K})$ .

La norme matricielle induite par  $\|\cdot\|_\infty$  est définie par

$$\forall A \in \mathcal{M}_n(\mathbb{K}), \quad \|A\|_\infty = \max_{1 \leq i \leq n} \sum_{j=1}^n |a_{ij}|.$$

La norme matricielle induite par  $\|\cdot\|_1$  est définie par :

$$\forall A \in \mathcal{M}_n(\mathbb{K}), \quad \|A\|_1 = \max_{1 \leq j \leq n} \sum_{i=1}^n |a_{ij}| = \left\| {}^t A \right\|_\infty$$

Le rayon spectral de  $A$  est le réel :

$$\rho(A) = \max_{\lambda \in \text{Sp}(A)} |\lambda|,$$

Le module de stabilité de la matrice  $A$  est le réel :

$$s(A) = \max_{\lambda \in \text{Sp}(A)} (\text{Re}(\lambda)),$$

où  $\sigma(A)$  désigne le spectre de  $A$ .

Pour toute norme matricielle induite par une norme vectorielle, on a

$$\rho(A) \leq \|A\|.$$

Quelle que soit la norme choisie sur  $\mathcal{M}_n(\mathbb{C})$ , on a :

$$\rho(A) = \lim_{k \rightarrow \infty} \left\| A^k \right\|^{1/k}$$

L'application  $\rho$  est continue de  $\mathcal{M}_n(\mathbb{C})$  dans  $\mathbb{R}$ .

**Définition C.1 :** Une matrice  $A$  dans  $\mathcal{M}_{n,m}(\mathbb{R})$  est dite positive (resp. strictement positive) et on note  $A \geq 0$  (resp.  $A > 0$ ), si tous ses coefficients sont positifs ou nuls (resp. strictement positifs).

**Théorème C.2 :** Si  $A$  et  $B$  dans  $\mathcal{M}_n(\mathbb{C})$  sont telles que  $|B| \leq A$ , alors :

$$\rho(B) \leq \rho(|B|) \leq \rho(A)$$

**Théorème C.3 : (Gerschgorin-Hadamard) :** Toutes les valeurs propres d'une matrice  $A \in \mathcal{M}_{n,m}(\mathbb{C})$  appartiennent à la région du plan complexe définie par la réunion des disques :

$$D_i = \left\{ z \in \mathbb{C}; |z - a_{ii}| \leq \sum_{j=1, j \neq i}^n |a_{ij}| \right\} \quad (i = 1, 2, \dots, m).$$

De plus, si  $k$  de ces disques forment un composant connexe, alors cette région contient  $k$  des valeurs propres.

On nomme  $D_i$  l' $i$ -ème disque de Gerschgorin de  $A$ .

**Définition C.4 :** Une matrice de permutation est une matrice carrée qui vérifie les propriétés suivantes :

- les coefficients sont 0 ou 1 ;
- il y a un et un seul 1 par ligne ;
- il y a un et un seul 1 par colonne

**Définition C.6 :** Une matrice  $M \in \mathcal{M}_n(\mathbb{K})$  est dite réductible s'il existe une matrice de permutation  $P$  tel que

$$M = P \begin{pmatrix} A & B \\ 0 & C \end{pmatrix} P^{-1},$$

où  $A$  et  $C$  sont deux matrices carrées.

Une matrice non réductible est dite irréductible.

**Définition C.7 :** Le système  $\dot{x} = f(t, x)$  est dit irréductible, si la matrice  $\frac{\partial f}{\partial x}(t, x)$  est irréductible pour tout  $(t, x) \in \mathbb{R} \times U$ .

**Exemples :**

- Une matrice ayant une ligne ou une colonne nulle est réductible.
- Une matrice ayant tous ses coefficients non nuls est irréductible.
- Une matrice  $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$  dans  $\mathcal{M}_2(\mathbb{K})$  est irréductible si et seulement si  $bc \neq 0$ .

**Proposition C.8 :** Les assertions suivantes sont équivalentes :

- $M$  est irréductible.
- Le graphe orienté associé à  $M$  est connexe par arc.
- $(I_n + M)^{n-1}$  est strictement positive.

**Proposition C.9 :** Soit  $M \in \mathcal{M}_n(\mathbb{K})$  une matrice irréductible. Si une valeur propre de  $M$  est sur l'extrémité de la réunion des disques de Gerschgorin alors elle est forcément sur tous les cercles de Gerschgorin.

**Théorème C.10 (Perron-Frobenius) :** Si  $M$  est une matrice strictement positive dans  $\mathcal{M}_n(\mathbb{R})$

alors

- $\rho(M)$  est l'unique valeur propre de  $M$  de module maximum,
- l'espace propre associé est une droite vectorielle engendrée par un vecteur strictement positif (la valeur propre est simple).

**Théorème C.11 :** Soit

$$M = \begin{pmatrix} A & B \\ C & D \end{pmatrix},$$

où  $A$  et  $D$  sont deux matrices carrées de dimension  $k$  et  $l$  respectivement telles que leur éléments non diagonaux sont strictement positives,  $B \leq 0$  et  $C \leq 0$ ,  $M$  est irréductible. Alors  $s(M)$  est une valeur propre simple et elle possède un vecteur propre  $v <_k 0$ , ( $v = (v_1, v_2) \in \mathbb{R}^k \times \mathbb{R}^l$ ).

## Annexe D : Système dynamique planaire

Dans cette partie, on veut donner des propriétés asymptotiques de système

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

(D.1) avec des conditions spéciales sur  $f$ .

**Théorème D.1 : (Poincaré-Bendixson)** On considère le système (D.1) avec  $n = 2$ . Soit  $x \in U$ , si sa trajectoire positive  $\Gamma_+(x) = \{\Phi_t(x); t > 0\}$  est contenue dans un compact et  $\omega(x)$  ne contient aucun point d'équilibre. Alors  $\omega(x)$  est une orbite périodique.

Le théorème précédent admet une autre formulation très utile pour décrire tous les ensembles  $\omega$ -limites compacts d'un système dynamique planaire.

**Théorème D.2 : (Poincaré-Bendixson)** On considère le système (D.1) avec  $n = 2$ . Soit  $x \in U$ , si sa trajectoire positive  $\Gamma_+(x) = \{\Phi_t(x); t > 0\}$  est contenue dans un compact  $K$ . On suppose que  $K$  contient un nombre fini des points d'équilibres. Alors l'ensemble  $\omega(x)$  prend les formes suivantes :

1.  $\omega(x)$  est un point d'équilibre.
2.  $\omega(x)$  est une orbite périodique.
3.  $\omega(x)$  contient un nombre fini d'équilibres et un ensemble des orbites dont les ensembles  $\alpha(x)$  et  $\omega(x)$  sont des point d'équilibres.

**Définition D.3 :** On dit que  $U$  est un  $p$ -convexe si

$$x, y \in U (x \leq y) \Rightarrow \lambda x + (1 - \lambda)y \in U \quad \forall \lambda \in [0, 1].$$

**Systèmes coopératifs et compétitifs :** Le système (D.1) est dit coopératif (resp. compétitif) si  $U$  est  $p$ -convexe de  $\mathbb{R}^n$  et pour tout  $x \in U$ ,  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \geq 0$  (resp.  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \leq 0$ )  $\forall i \neq j$ .

**Théorème D.4 :** Le flot sur un ensemble limite compact d'un système compétitif ou coopératif dans  $\mathbb{R}^n$  est topologiquement équivalent à un flot sur un ensemble invariant compact d'un système de Lipschitz des équations différentielle dans  $\mathbb{R}^{n-1}$ .

**Théorème D.5 :** Les orbites d'un système coopératif ou compétitif bidimensionnel convergent vers un point d'équilibre ou vers l'infini.

**Théorème D.6 : (Poincaré-Bendixson tridimensionnel)** On considère le système (D.1) avec  $n = 3$ . On suppose que le système (D.1) est compétitif ou coopératif. Soit  $x \in U$ , si sa trajectoire positive  $\Gamma_+(x) = \{\Phi_t(x); t > 0\}$  est contenue dans un compact et  $\omega(x)$  ne contient aucun point d'équilibre. Alors  $\omega(x)$  est une orbite périodique.

**Lemme D.7 :** Soit  $(f_n)_{n \in \mathbb{N}^*}$  une suite de fonctions définie et continue sur un ouvert  $U$  de  $\mathbb{R}^{n+1}$  avec  $f_n \xrightarrow[\text{dans un compact de } U]{c.\text{uniformément}} f_0$ . On suppose que la suite  $(t_n, x_n) \in U \xrightarrow[\text{dans } U]{\text{converge}} (t_0, x_0)$ . Soit  $\phi_n(t)$  une solution de  $\dot{x} = f_n(t, x)$  avec  $\phi_n(t_n) = x_n$  pour toute  $n \in \mathbb{N}$ . Si  $\phi_0(t)$  est une solution unique définie sur  $[a, b]$ , alors il existe  $n_0 \in \mathbb{N}$  tel que  $\phi_n(t) \xrightarrow[\text{dans } [a, b]]{c.\text{uniformément}} \phi_0(t)$  pour toute  $n \geq n_0$ .

**Définition D.8 :** Soient  $f : \mathbb{R} \times U (U \subset \mathbb{R}^n) \rightarrow \mathbb{R}^n$ .  $f_1, \dots, f_n$  les fonctions composantes de  $f$ . La fonction  $f$  est dite de type  $K$  si Pour tous  $a = (a_1, \dots, a_n), b = (b_1, \dots, b_n) \in U$  satisfaisant aux conditions  $a \leq b$  et  $\exists i \in \{1, \dots, n\}$  tel que  $a_i = b_i$ , alors  $f_i(t, a) \leq f_i(t, b)$  pour tout  $t$  de  $\mathbb{R}$  et pour chaque  $i \in \{1, \dots, n\}$ .

Notons par  $<_{\mathbb{R}}$  (resp.  $>_{\mathbb{R}}$ ) les relations  $<$  et  $\leq$  (resp.  $>$  et  $\geq$ ). Une fonction  $y(t)$  est une solution de l'inégalité différentielle

$$y' >_{\mathbb{R}} f(t, y) \quad (\text{D.2})$$

Ou

$$y' <_{\mathbb{R}} f(t, y) \quad (\text{D.3})$$

sur un intervalle  $I$  s'elle est différentiable et  $y'(t) >_{\mathbb{R}} f(t, y(t))$  ou  $y'(t) <_{\mathbb{R}} f(t, y(t))$  respectivement, pour tout  $t \in I$ .

**Exemple :** La fonction  $y(t)$  est une solution de l'inégalité différentielle  $y' > y^2$  dans l'intervalle  $(-\pi/2, \pi/2)$ , puisque  $y'(t) = 1 + \tan^2(t)$ .

**Remarque :** N'importe quelle fonction scalaire est de type  $K$ , puisque la condition est satisfaite trivialement pour  $n = 1$ . En conséquence, nos résultats seront valides pour des équations scalaires arbitraires. Une fonction vectorielle  $(f_1, f_2)$  à deux variables  $(x_1, x_2)$  est de type  $K$  si et seulement si  $f_1$  est une fonction non décroissante de  $x_2$  et  $f_2$  une fonction non décroissante de  $x_1$ .

Nous allons maintenant montrer quelques liens entre la solution d'une équation différentielle (D.1) et la solution de l'inégalité différentielle (D.2) ou (D.3).

**Théorème D.9 :** Soient  $f$  une fonction continue sur  $\mathbb{R} \times U$  de type  $K$ ,  $x(t)$  une solution de (D.1) définie sur  $[a, b]$ . Si  $y(t)$  (resp.  $z(t)$ ) est une fonction continue sur  $[a, b]$  satisfaisant (D.2) (resp. (D.3)) avec  $y(a) >_{\mathbb{R}} x(a)$  (resp.  $z(a) <_{\mathbb{R}} x(a)$ ), alors  $y(t) >_{\mathbb{R}} x(t)$  (resp.  $z(t) <_{\mathbb{R}} x(t)$ ) pour tout  $t$  de  $[a, b]$ .

**Corollaire D.10 :** Soient  $f$  une fonction continûment différentiable sur  $\mathbb{R} \times U$ ,  $x(t)$  et  $y(t)$  sont deux solutions du système coopératif (D.1) définies sur  $[t_0, \infty)$ . Si  $y(t_0) <_{\mathbb{R}} x(t_0)$ , alors  $y(t) <_{\mathbb{R}} x(t)$  pour tout  $t \geq t_0$ .

**Preuve :** La démonstration est basée sur le théorème précédent ; pour satisfaire les conditions de théorème précédent il suffi de montrer que  $f$  est de type  $K$ .

Le théorème fondamental de calcul pour les fonctions vectorielles implique la relation

$$f_i(t, b) - f_i(t, a) = \int_0^1 \sum_{j \neq i} \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(t, a + r(b - a))(b_j - a_j) dr$$

Et puisque le système est coopératif (i.e.  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \geq 0 \quad \forall x \in U$ ), il est donc clair que cette différence est positive, Par conséquent,  $f$  est de type  $K$ .

Dans toute la suite on note par  $x(t, t_0, x_0)$  la solution de (D.1) satisfaisant  $x(t_0) = x_0$ .

**Théorème D.11 :** Si (D.1) est un système coopératif et irréductible dans  $\mathbb{R} \times U$ , alors

$$\frac{\partial x}{\partial x_0}(t, t_0, x_0) > 0$$

Pour tout  $t \geq t_0$ . De plus si  $x_1, x_2 \in U$  sont deux points distincts satisfaisant à  $x_1 \leq_K x_2$ , alors

$$x(t, t_0, x_1) < x(t, t_0, x_2),$$

Pour tout  $t \geq t_0$ .

Un autre type des systèmes a rencontré fréquemment dans nos applications sous la forme

$$\begin{cases} x' = F(t, x, y), \\ y' = G(t, x, y) \end{cases} \quad (\text{D.4})$$

avec  $x, y \in \mathbb{R}^n$ ,  $H = (F, G): \mathbb{R} \times U \rightarrow \mathbb{R}^{2n}$ , et  $U \underset{\text{ouvert}}{\subset} \mathbb{R}^{2n}$ . La fonction  $H$  est de type  $K$  généralisé sur  $U$  si

- a) Pour tout  $i$  ( $1 \leq i \leq n$ ),  $F(t, a, c) \geq F(t, b, d)$  lorsque  $a \geq b$ ,  $c \leq d$ ,  $t \in \mathbb{R}$  et  $a_i = b_i$ ;
- b) Pour tout  $j$  ( $n+1 \leq j \leq 2n$ ),  $G(t, a, c) \geq G(t, b, d)$  lorsque  $a \geq b$ ,  $c \leq d$ ,  $t \in \mathbb{R}$  et  $c_j = d_j$ ;

Nous écrire  $(b, d) \leq_K (a, c)$  si  $b \leq a$  et  $d \geq c$ ; si  $b < a$  et  $d > c$  alors nous écrire  $(b, d) <_K (a, c)$ .

**Théorème D.12 :** Soit  $H$  la fonction définie comme précédent, on suppose que  $H$  est de type  $K$  généralisé dans  $H$ . Soit  $(x(t), y(t))$  une solution de (D.4) sur un intervalle  $[a, b]$ . Si  $(u(t), v(t))$  est continue sur  $[a, b]$  et satisfait l'inégalité différentielle  ${}^T(u, v)' \leq_K H(t, {}^T(u, v))$  sur  $(a, b)$  et si  $(u(a), v(a)) \leq_K (x(a), y(a))$ , alors  $(u(t), v(t)) \leq_K (x(t), y(t))$ , pour tout  $t \in [a, b]$ .

**Corollaire D.13 :** Soient (D.1) un système planaire compétitif tel que  $f(t + \omega, x) = f(t, x)$ , avec  $\omega > 0$ ,  $P$  une application de Poincaré de (D.1), Alors  $P$  vérifie les propriétés suivantes :

- i) Si  $x_0 \leq_K y_0$ , alors  $P(x_0) \leq_K P(y_0)$ .
- ii) Si  $P(x_0) \leq_K P(y_0)$ , alors  $x_0 \leq_K y_0$ .

**Preuve :**

- i) Si on applique le théorème précédent dans le cas où  $a = 0$  on trouve que

$$x_0 = (x_1(0), x_2(0)) \leq_K y_0 = (y_1(0), y_2(0)),$$

Alors

$$P(x_0) = x(\omega, (x_1(0), x_2(0))) \leq_K P(y_0) = x(\omega, (y_1(0), y_2(0))).$$

- ii) Soit  $u(t) = x(\omega - t, x_0)$  et  $v(t) = x(\omega - t, y_0)$ , donc

$$-f(t, u(t)) = -f(t - \omega, x(-(t - \omega), x_0)) = -(-\dot{x}(-(t - \omega), x_0)) = \dot{u}(t)$$

De même avec  $v(t)$

$$\dot{v}(t) = -f(\omega - t, v(t)),$$

Donc,  $u(t)$  et  $v(t)$  sont deux solutions de système  $\dot{x} = -f(t, x)$ , et puisque (D.1) et un système compétitif alors  $\dot{x} = -f(t, x)$  est aussi compétitif.

Puisque

$$u(0) = x(\omega, x_0) = P(x_0) \leq v(0) = x(\omega, y_0) = P(y_0)$$

Alors, d'après le Corollaire D.10  $u(\omega) = x_0 \leq v(\omega) = y_0$ .

**Théorème D.14 :** Si  $O^+(x_0)$  est borné, alors

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x_0) = \hat{x} = P(\hat{x}).$$

Où  $\hat{x}$  est un point d'équilibre de (B.1).

En conséquence, si  $x(t) = x(t, x_0)$  et  $p(t) = x(t, \hat{x})$ , alors  $p$  est périodique et  $\lim_{t \rightarrow \infty} |x(t) - p(t)| = 0$ .

**Corollaire D.15 :** Soit  $H = (F, G)$  une fonction de classe  $C^1$  sur  $\mathbb{R} \times U$  ( $U$  est un convexe de  $\mathbb{R}^{2n}$ ). On suppose que

$$\begin{aligned} \frac{\partial F_i}{\partial x_j} \geq 0, \quad \frac{\partial G_i}{\partial y_j} \geq 0, \quad i \neq j; \\ \frac{\partial F_i}{\partial y_j} \leq 0, \quad \frac{\partial G_i}{\partial x_j} \leq 0, \quad \text{tous } i, j. \end{aligned} \tag{D.5}$$

Soit  $(x(t), y(t))$ ,  $(u(t), v(t))$  deux solutions de (D.4) définies pour  $t \geq t_0$  satisfaisant l'inégalité  $(x(t_0), y(t_0)) \leq_K (u(t_0), v(t_0))$ , Alors  $(x(t), y(t)) \leq_K (u(t), v(t))$  pour tout  $t \geq t_0$ .

Notons par  $z(t, t_0, z_0) = (x(t, t_0, z_0), y(t, t_0, z_0))$  la solution de (D.4) valant  $z_0 = (x_0, y_0) \in U$  en  $t_0$ .

Il est clair que si la condition (D.4) est vérifiée, alors

$$\frac{\partial z}{\partial z_0}(t, t_0, z_0) = \begin{pmatrix} \frac{\partial x}{\partial x_0} & \frac{\partial x}{\partial y_0} \\ \frac{\partial y}{\partial x_0} & \frac{\partial y}{\partial y_0} \end{pmatrix}$$

Satisfaites

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial x_0} \geq 0, \quad \frac{\partial x}{\partial y_0} \leq 0 \\ \frac{\partial y}{\partial x_0} \geq 0, \quad \frac{\partial y}{\partial y_0} \leq 0 \end{aligned} \tag{D.6}$$

**Théorème D.16 :** Si le système (D.4) est irréductible, alors les inégalités de (D.6) sont strictes.

## Bibliographie :

---

- [1] R. A. Armstrong & R. McGehee  
«Competitive exclusion», *Am. Nat.* 115 (1980), 151-170.
- [2] G. J. Butler, S. B. Hsu & P. Waltman  
«A mathematical model of the chemostat with periodic washout rate», *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 45 (1985), 435-49.
- [3] J.P. Grover  
«Resource Competition», *Population and Community Biology Series*, vol. 19, Chapman & Hall, New York, 1997.
- [4] J. K. Hale  
«Ordinary Differential Equations», Malabar, Krieger, 1980.
- [5] J. Huisman & F.J. Weissing  
«Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos», *Nature* 402 (1999), 407-410.
- [6] P. Lenas & S. Pavlou  
« Coexistence of three competing microbial populations in a chemostat with periodically varying dilution rate», *Math. Biosci.* 129 (1995), 111-142
- [7] B. Li & H. L. Smith  
«Periodic coexistence in the chemostat with three species competing for three essential resources», *Math. Biosci.* 174 (2001), 27-40.
- [8] B. Li & H. L. Smith  
«Periodic coexistence of four species competing for three essential resources», *Math. Biosci.* 184 (2003), 115-135.
- [9] J. Monod  
« Croissance des populations bactériennes en fonction de la concentration de l'aliment hydrocarboné », *Comptes rendus hebdomadaires des seances de l'Académie des sciences* 212 (1941), p. 771–773.
- [10] S. Nakaoka & Y. Takeuchi  
«How can three species coexist in a periodic chemostat? Mathematical and Numerical Study», *J. Difference Equ. Appl.*, in press.
- [11] H. L. Smith & P. Waltman  
«The Theory of the Chémostat», Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- [12] H. L. Smith  
«Monotone Dynamical Systems, an Introduction to the Theory of Competitive and Cooperative Systems», American Mathematical Society, *Mathematical Surveys and Monographs* 1995.
- [13] H. R. Thieme  
« "Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations», *J. Math. Biol.*, 30 (1992), 755-763.
- [14] G. S.K. Wolkowicz & X.Q. Zhao  
« N-species competition in a periodic chemostat », *Differential Integral Equations* 11 (1998), 465-491.