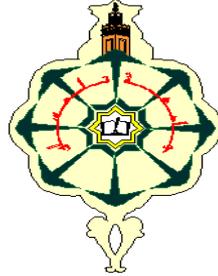


République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique
Université Abou-Bekr Belkaid-Tlemcen-
Faculté des Sciences

Département de Mathématiques



*Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de
master en mathématiques*

Option : Equations différentielles ordinaires

Thème

Prédation dans un chemostat

par : M. Ahmed Merakchi

Juin 2013

Président : M. M. Yebdri Professeur

Examineur : Mlle Ch. Benosman Maître de Conférences B

Encadreur : M. K. Yadi Maître de Conférences A

Remerciement

En préambule à ce mémoire, je souhaite adresser mes remerciements les plus sincères aux personnes qui m'ont apporté leur aide et qui ont contribué à l'élaboration de ce mémoire ainsi qu'à la réussite de cette formidable année universitaire.

Je tiens à remercier sincèrement Monsieur Yadi, qui, en tant que Directeur de mémoire, s'est toujours montré à l'écoute et très disponible tout au long de la réalisation de ce mémoire, ainsi pour l'inspiration, l'aide et le temps qu'il a bien voulu me consacrer et sans qui ce mémoire n'aurait jamais vu le jour.

Mes remerciements s'adressent également à Monsieur Mebkhout : chef de département des mathématiques, pour sa générosité et la grande patience dont il a su faire preuve malgré ses charges académiques et professionnelles, à Monsieur M.Yebedri, président du jury et à Mlle Ch. Benosman examinatrice.

J'exprime ma gratitude à tous les consultants et internautes rencontrés lors des recherches effectuées et qui ont accepté de répondre à mes questions avec gentillesse. Je n'oublie pas mes parents pour leur contribution, leur soutien et leur patience. Enfin, j'adresse mes plus sincères remerciements à tous mes proches et amis, qui m'ont toujours soutenu et encouragé au cours de la réalisation de ce mémoire. Merci à tous et à toutes.

Sommaire

Chapitre1 : Introduction au chemostat.....	2
1. Le chemostat, définition et historique	3
2. Chemostat simple	4
2.1. Dispositif biologique	4
2.2. Les équations de base de la croissance	5
3. Analyse des équations de croissance	6
4. Chemostat avec Compétition.....	7
5. Principe d'exclusion compétitive.....	8
Chapitre 2 : Prédation dans le chemostat : points d'équilibre et stabilité	10
1. Le modèle.....	11
2. Réduction de la dimension du modèle.....	13
3. Cas défavorables.....	14
4. Etude du problème limite.....	14
4.1. Points d'équilibre et stabilité.....	14
Chapitre 3 : Prédation dans le chemostat : Stabilité des solutions périodiques.....	19
1. Expression de l'intégrale de la divergence le long d'un cycle.....	20
2. Preuve du lemme 3.1.....	23
3. Stabilité globale de l'équilibre intérieur.....	29
4. Existence de solutions périodiques.....	29
5. Simulations numériques.....	30
Annexe.....	38
Références.....	42

Dans ce travail nous allons développer un des nombreux aspects du travail de P. Waltman et. al sur la théorie du chemostat, en l'occurrence, le cas de la prédation dans un chemostat. Cet aspect est moins connu que celui, classique, de la compétition dans le dispositif du chemostat. Nous nous contenterons de considérer le modèle tridimensionnel substrat-proie-prédateur.

L'étude de la dynamique du modèle considéré passe par la réduction de la dimension à l'aide de la théorie de H. R. Thieme, ce qui rend possible, dans notre cas, l'utilisation des propriétés bien connues des portraits de phase dans le plan.

Le premier chapitre est une brève introduction au dispositif et aux équations du chemostat et au cas habituel de la compétition, en mettant en évidence le principe dit d'exclusion compétitive. C'est dans le deuxième chapitre que le modèle avec prédation est présenté. On commence par une étude qualitative et la détermination des points d'équilibre ainsi que leur stabilité éventuelle locale. On verra qu'il peut exister un unique équilibre intérieur localement asymptotiquement stable, ou instable. Dans le dernier chapitre, nous montrons que lorsque l'équilibre intérieur est stable, il l'est globalement pour toutes les solutions strictement positives. Nous montrons aussi que dans le cas où il est instable, il existe au moins un cycle limite stable. Nous illustrons, à la fin, les résultats par quelques simulations numériques.

Ce travail est entièrement puisé du livre de Smith et Waltman **[0]**, *The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition*, Cambridge University Press, 1995.

Chapitre 1

Introduction au chemostat

Dans ce premier chapitre, nous introduisons quelques notions essentielles sur les chemostats et leurs modèles mathématiques et nous expliquons en particulier le principe dit *d'exclusion compétitif*. Ce mémoire est alors une reprise et une analyse très largement puisée du livre de Smith et Waltman.

1. Le chemostat, définition et historique : Ce début de paragraphe est emprunté à [1]

«Un chemostat est un type particulier de bioréacteur. Un bioréacteur peut être défini, au sens large, comme une enceinte confinée où ont lieu des interactions biologiques. Ceci est à mettre en parallèle avec les réacteurs chimiques, qui sont bien connus. De façon plus formelle, un chemostat est un dispositif dans lequel des micro-organismes (phytoplancton, zooplancton, bactéries, etc.) sont mis en présence d'un élément limitant et d'autres éléments en quantités non limitantes. On peut alors d'après les variations de l'élément limitant, toutes choses étant égales par ailleurs, quantifier l'influence de ce dernier sur la population cultivée. Ainsi le chemostat est un modèle d'écosystème contrôlé dans lequel on peut quantifier précisément les relations entre un élément et un organisme. La première introduction du chemostat date de 1950 [2]. A l'origine, le dispositif est décrit pour la culture de bactéries. Son utilisation pour la culture phytoplanctonique date de 1956. Un bioréacteur peut être utilisé selon trois modes de fonctionnement:

– En mode batch : la quantité de nutriment est une donnée du début de l'expérience. Le réservoir du chemostat n'est pas alimenté. La population croît de façon exponentielle tant que le substrat est en abondance, puis atteint un plateau avant de finalement décroître.

– En mode continu (celui qui nous intéresse dans ce travail) : c'est le mode de fonctionnement typique pour les chemostats, l'alimentation se fait en continu, et le volume du chemostat est maintenu constant par utilisation d'un trop plein.

– En mode fed-batch : ce mode de fonctionnement est en général utilisé lorsque se posent des problèmes de contrôle de la population du réacteur. Il combine en quelque sorte les deux modes précédents: on utilise une dilution, mais à volume variable (le réacteur se remplit, il n'y a pas de trop plein).»

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 exprimée par g/l , (grammes par litre).

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 $1/h$, (h pour heure).

2. Chemostat simple:

2.1. Dispositif biologique :

La réalisation effective de l'appareil du chemostat peut prendre plusieurs formes. On peut schématiser un chemostat en mode continu comme indiqué dans la figure suivante.

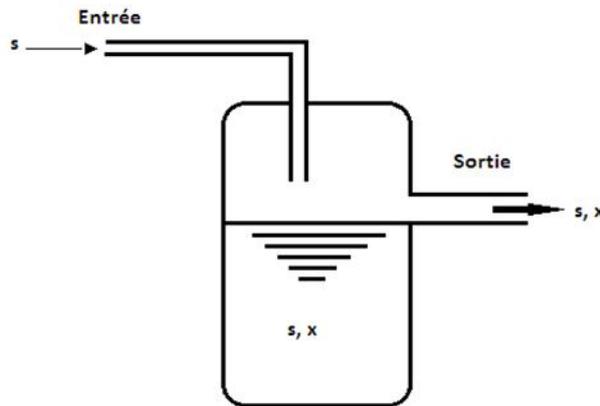


Figure 1 : Schéma du chemostat

Le bassin (la chambre du chemostat) est chargé avec une variété de microorganismes et alimenté avec un débit constant de nutriments. La culture est bien agitée. Les autres paramètres importants (par exemple la température) affectant la croissance sont maintenus constants.

Soit V le volume du chemostat (mesuré en litre l), et F le débit volumique mesuré en litre par heure $\frac{l}{h}$. Soit s la concentration du substrat, et x celle des micro-organismes. La concentration à l'entrée s^0 du substrat, est maintenue constante. Les concentrations sont mesurées en grammes par litre $\frac{g}{l}$.

Une caractéristique importante appelée « le taux de dilution » est notée D . Défini comme le volume de milieu nutritif fourni par heure divisé par le volume de la culture V i.e $D = \frac{F}{V}$. Il s'exprime en $\frac{1}{h}$.

2.2. Les équations de base de la croissance :

On considère un seul type de microorganisme. Le taux de variation du substrat peut être exprimé de la manière suivante :

$$\text{Taux de variation} = \text{entrée} - \text{sortie} - \text{consommation}.$$

Celui de l'organisme peut être exprimé comme :

$$\text{Taux de variation} = \text{croissance} - \text{sortie}.$$

Le taux de changement du nutriment égal à la différence entre la quantité de substrat versée dans le bassin par unité de temps et la quantité pompée hors du bassin par unité de temps. L'équation pour le nutriment serait :

$$\frac{dVs(t)}{dt} = (Vs)'(t) = s^0F - s(t)F.$$

L'unité de chaque membre est $\frac{g}{h}$. Puisque V est constant, $(Vs)'(t) = Vs'(t)$. En divisant les deux membres par V , l'équation devient :

$$s'(t) = s^0D - s(t)D.$$

La formulation de la cinétique de la consommation, qui exprime le taux d'absorption du substrat par les microorganismes, basée sur des preuves expérimentales, remonte au moins à Monod [2] qui a proposé la fonction qui porte son nom :

$$\mu(s) = \frac{ms}{a + s}.$$

Le *taux de croissance maximal* m et la *constante de demi-saturation* a peuvent, en effet, être mesurés expérimentalement.

L'équation différentielle pour s prend la forme :

$$s' = (s^0 - s)D - \frac{ms}{a + s} \frac{x}{\gamma}; \quad (1.1)$$

Où γ est une constante de rendement qui reflète la conversion des nutriments en micro-organisme. Elle peut être déterminée en mode batch, en mesurant

$$\frac{\text{masse de l'organisme formé}}{\text{masse de substrat utilisé}}.$$

Supposons que la croissance est proportionnelle à la consommation. L'équation correspondante pour le micro-organisme x est alors :

$$x' = x \left(\frac{ms}{a+s} - D \right). \quad (1.2)$$

Tout d'abord, notons que s^0 et D sont sous le contrôle de l'expérimentateur. Nous pouvons réduire le nombre de paramètres du modèle (1.1) et (1.2) précédent de la manière suivante (nous reviendrons plus en détails sur cette procédure dans le chapitre suivant) :

$$\begin{aligned} \frac{s'}{s^0} &= \left(1 - \frac{s}{s^0} \right) D - \frac{\frac{ms}{s^0}}{\frac{a}{s^0} + \frac{s}{s^0}} \frac{x}{s^0 \gamma}; \\ \frac{x'}{s^0 \gamma} &= \left(\frac{x}{s^0 \gamma} \right) \left(\frac{\frac{ms}{s^0}}{\frac{a}{s^0} + \frac{s}{s^0}} - D \right). \end{aligned} \quad (1.3)$$

On obtient le système « normalisé » en mesurant s , a et $1/\gamma$ en unités de s^0 et le temps en unités de $\frac{1}{D}$ (noter que m et a ont changé de significations).

$$\begin{aligned} s' &= 1 - s - \frac{msx}{a+s}; \\ x' &= x \left(\frac{ms}{a+s} - 1 \right); \\ s(0) &\geq 0, x(0) > 0. \end{aligned} \quad (1.4)$$

3. Analyse des équations de croissance:

Pour le système (1.4) on peut montrer que le cône positif \mathbb{R}_+^2 (voire \mathbb{R}_+^{*2}) est positivement invariant (c-à-d en particulier que les solutions à conditions initiales strictement positives restent strictement positives). La dimension du problème peut être réduite en utilisant ce que l'on appelle le principe de conservation des masses, en posant $\Sigma = 1 - s - x$.

Il vient que :

$$\begin{aligned} \Sigma' &= -s' - x' = -1 + s + \frac{msx}{a+s} - x \left(\frac{ms}{a+s} - 1 \right), \\ &= -1 + s + x = -\Sigma, \end{aligned}$$

Avec $\Sigma(0) > 0$. $\Sigma(t)$ converge exponentiellement vers 0 quand t tend vers $+\infty$. Cela assure la *dissipativité* du système (c.-à-d. que les solutions sont asymptotiquement bornées). Remarquons que $\lim_{t \rightarrow \infty} [s(t) + x(t)] = 1$, ce qui nous permet de conclure que l'ensemble

oméga limite du système (1.4) se trouve dans l'ensemble $\Sigma = 0$. Les trajectoires sur l'ensemble oméga limite doivent satisfaire le système limite :

$$x' = x \left(\frac{m(1-x)}{1+a-x} - 1 \right), \quad 0 \leq x \leq 1. \quad (1.5)$$

Notons que les propriétés asymptotiques de (1.5) sont récupérées pour le problème non réduit à condition que les hypothèses d'un théorème dû à H. Thieme [3] (voir aussi l'annexe) soit vérifiées quoique dans ce cas simple où l'équation réduite est scalaire on peut éviter cette théorie. Pour $m \neq 1$, on définit le paramètre λ (appelé « *break-even concentration* »)

$$\lambda = \frac{a}{m-1}.$$

L'équation (1.5) a deux points d'équilibre :

$$x = 0, \quad x = 1 - \lambda.$$

On peut écrire :

$$x' = x \left[\frac{m-1}{1+a-x} \right] [1 - \lambda - x]. \quad (1.5')$$

Si $0 < \lambda < 1$, alors $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 1 - \lambda$ ($\lim_{t \rightarrow \infty} s(t) = \lambda$). Si $\lambda \geq 1$ l'organisme est lessivé plus vite que son taux de croissance maximal, c.-à-d. $s(t) \rightarrow 1$ et $x(t) \rightarrow 0$ qd $t \rightarrow +\infty$ [4].

4. Chemostat avec Compétition :

Dans un chemostat avec compétition, nous considérons deux espèces de microorganismes différentes x_1 et x_2 consommant un même substrat limitant, avec les paramètres correspondants a_i et m_i avec $i = 1, 2$. Nous supposons que $\lambda_1 \neq \lambda_2$ avec

$$\lambda_1 = \frac{a_1}{m_1 - 1}, \quad \lambda_2 = \frac{a_2}{m_2 - 1}.$$

Le modèle s'écrit après réduction du nombre de paramètres,

$$\begin{aligned} s' &= 1 - s - \frac{m_1 s x_1}{a_1 + s} - \frac{m_2 s x_2}{a_2 + s}; \\ x_1' &= x_1 \left(\frac{m_1 s}{a_1 + s} - 1 \right); \\ x_2' &= x_2 \left(\frac{m_2 s}{a_2 + s} - 1 \right); \end{aligned} \quad (1.6)$$

$$s(0) \geq 0, \quad x_1(0) > 0, \quad x_2(0) > 0.$$

Après élimination d'une variable comme dans le cas précédent en posant $\Sigma = 1 - s - x_1 - x_2$, sachant que $\dot{\Sigma}(t) = -\Sigma(t) \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) = 0$, on obtient le système planaire :

$$\begin{aligned}x_1' &= x_1 \left(\frac{m_1(1 - x_1 - x_2)}{a_1 + 1 - x_1 - x_2} - 1 \right); \\x_2' &= x_2 \left(\frac{m_2(1 - x_1 - x_2)}{a_2 + 1 - x_1 - x_2} - 1 \right); \\x_1(0) &> 0, x_2(0) > 0, x_1 + x_2 \leq 1.\end{aligned}$$

ou

$$\begin{aligned}x_1' &= x_1 \left[\frac{m_1 - 1}{1 + a_1 - x_1 - x_2} \right] [1 - \lambda_1 - x_1 - x_2]; \\x_2' &= x_2 \left[\frac{m_2 - 1}{1 + a_2 - x_1 - x_2} \right] [1 - \lambda_2 - x_1 - x_2]; \\x_1(0) &> 0, x_2(0) > 0, x_1 + x_2 \leq 1.\end{aligned} \tag{1.7}$$

Ce système a au plus trois points d'équilibre:

$$e_0 = (0,0), e_1 = (1 - \lambda_1, 0), e_2 = (1 - \lambda_2, 0).$$

Remarque :

Les seuls cas intéressants sont donc $0 < \lambda_i < 1$, pour $i = 1, 2$. Sinon, la population correspondante est lessivée (extinction) du chemostat même sans compétiteur (compétition inadéquate) [4], [5].

5. Principe d'exclusion compétitive :

Le résultat classique connu sous le nom de *principe d'exclusion compétitive (PEC)*, affirme que l'organisme qui a le plus petit λ emporte la compétition.

Théorème : [6] *Supposons que $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < 1$. pour $i = 1, 2$.*

Alors toute solution du système de départ avec $x_i(0) > 0$ satisfait

$$\lim_{t \rightarrow \infty} s(t) = \lambda_1,$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = 1 - \lambda_1,$$

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

On voit donc que l'espèce x_2 est exclue de la compétition. Le *PEC* est cependant en contradiction avec de nombreuses observations réelles. Plusieurs mécanismes ont été imaginés pour améliorer le modèle et obtenir de la coexistence. Par exemple, et c'est l'objet de ce mémoire, on peut ajouter un niveau trophique (i.e. un prédateur d'un des compétiteurs). En vérité, nous allons considérer seulement le cas d'un chemostat avec deux espèces en relation de prédation.

Chapitre 2

Prédation dans le chemostat : points d'équilibre et stabilité

Dans ce chapitre, nous entamons l'étude du chemostat simple auquel est introduit un autre niveau trophique. Plus précisément, on ajoute un prédateur de densité y . Nous montrons qu'il peut exister au plus un équilibre intérieur.

1. Le modèle :

Considérons donc le modèle suivant :

$$\begin{aligned} \dot{s} &= (s^0 - s)D - \frac{m_1 s x}{\gamma_1(a_1 + s)}, \\ \dot{x} &= x \left(\frac{m_1 s}{a_1 + s} - D - \frac{m_2 y}{\gamma_2(a_2 + x)} \right), \\ \dot{y} &= y \left(\frac{m_2 x}{a_2 + x} - D \right), \end{aligned} \quad (2.1)$$

avec :

$$s(0) = s_0 \geq 0, x(0) = x_0 \geq 0, y(0) = y_0 \geq 0, (\dot{\cdot}) = \frac{d}{dt}.$$

Nous avons choisi encore une cinétique de type Monod. Notez que la réponse fonctionnelle du prédateur est de type Holling II et qu'elle a la même forme que la fonction de Monod. Nous avons en outre supposé que les taux de mortalité des espèces de micro-organismes sont négligeables devant D .

Ce système a beaucoup de paramètres, ce qui complique l'étude. Pour faciliter le traitement du modèle, on peut effectuer les changements de variables suivants :

$$\begin{aligned} \bar{s} &= \frac{s}{s^0}, & \bar{x} &= \frac{x}{\gamma_1 s^0}, & \bar{y} &= \frac{y}{\gamma_1 \gamma_2 s^0}, & \bar{a}_1 &= \frac{a_1}{s^0}, & \bar{a}_2 &= \frac{a_2}{\gamma_1 s^0}, & \bar{m}_1 &= \frac{m_1}{D}, \\ & & \bar{m}_2 &= \frac{m_2}{D}, & \bar{t} &= Dt, \end{aligned}$$

- i) Calculons d'abord la dérivée par rapport au nouveau temps \bar{t} de la nouvelle variable \bar{s} .

$$\begin{aligned} \dot{\bar{s}} &= \frac{d\bar{s}}{dt} = \frac{d\bar{s}}{ds} \frac{ds}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}}, \\ &= \frac{1}{s^0} \frac{1}{D} \dot{s} = \frac{1}{Ds^0} \left[(s^0 - s)D - \frac{m_1 s x}{\gamma_1(a_1 + s)} \right], \\ &= \frac{1}{Ds^0} \left[(s^0 - \bar{s}s^0)D - \frac{\bar{m}_1 D \bar{s} s^0 \gamma_1 s^0 \bar{x}}{\gamma_1 (s^0 \bar{a}_1 + \bar{s}s^0)} \right]. \end{aligned}$$

En définitive,

$$\dot{\bar{s}} = 1 - \bar{s} - \frac{\bar{m}_1 \bar{x} \bar{s}}{\bar{a}_1 + \bar{s}}.$$

- ii) Calculons ensuite la dérivée par rapport au nouveau temps \bar{t} de la nouvelle variable \bar{x} .

$$\begin{aligned} \dot{\bar{x}} &= \frac{d\bar{x}}{d\bar{t}} = \frac{d\bar{x}}{dx} \frac{dx}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}}, \\ &= \frac{1}{\gamma_1 s^0} \frac{1}{D} \dot{x} = \frac{1}{\gamma_1 s^0} \frac{1}{D} x \left[\frac{m_1 s}{a_1 + s} - D - \frac{m_2 y}{\gamma_2 (a_2 + x)} \right], \\ &= \frac{1}{\gamma_1 s^0 D} \gamma_1 s^0 \bar{x} \left[\frac{\bar{m}_1 D s^0 \bar{s}}{s^0 \bar{a}_1 + s^0 \bar{s}} - D - \frac{\bar{m}_2 D \gamma_1 \gamma_2 s^0 \bar{y}}{\gamma_2 (\gamma_1 \bar{a}_2 s^0 + \gamma_1 s^0 \bar{x})} \right], \\ \dot{\bar{x}} &= \bar{x} \left[\frac{\bar{m}_1 \bar{s}}{\bar{a}_1 + \bar{s}} - 1 - \frac{\bar{m}_2 \bar{y}}{\bar{a}_2 + \bar{x}} \right]. \end{aligned}$$

- iii) Enfin, calculons la dérivée par rapport à \bar{t} de la variable \bar{y} .

$$\begin{aligned} \dot{\bar{y}} &= \frac{d\bar{y}}{d\bar{t}} = \frac{d\bar{y}}{dy} \frac{dy}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}} \\ &= \frac{1}{\gamma_1 \gamma_2 s^0} \dot{y} \frac{1}{D} = \frac{1}{\gamma_1 \gamma_2 s^0 D} y \left(\frac{m_2 x}{a_2 + x} - D \right), \\ &= \frac{1}{\gamma_1 \gamma_2 s^0 D} \gamma_1 \gamma_2 s^0 \bar{y} \left(\frac{\bar{m}_2 D \gamma_1 s^0 \bar{x}}{\bar{a}_2 s^0 \gamma_1 + \gamma_1 s^0 \bar{x}} - D \right), \\ \dot{\bar{y}} &= \bar{y} \left(\frac{\bar{m}_2 \bar{x}}{\bar{a}_2 + \bar{x}} - 1 \right). \end{aligned}$$

Donc le système (2.1) devient, en omettant les barres :

$$\begin{aligned} \dot{s} &= 1 - s - \frac{m_1 x s}{a_1 + s}, \\ \dot{x} &= x \left(\frac{m_1 s}{a_1 + s} - 1 - \frac{m_2 y}{a_2 + x} \right), \\ \dot{y} &= y \left(\frac{m_2 x}{a_2 + x} - 1 \right), \end{aligned} \tag{2.2}$$

Remarquons que cette « normalisation » du modèle fait perdre aux paramètres leurs sens biologiques d'origine. En particulier, le taux de dilution D et la concentration initiale s_0 ayant été normalisés à 1, on ne saurait les utiliser comme des paramètres de contrôle éventuel du système dans le modèle (2.2).

2. Réduction de la dimension du modèle :

A présent, on va réduire le nombre des équations en utilisant le : principe de conservation des masses. On considère la variable $\Sigma = 1 - s - x - y$.

$$\begin{aligned}\dot{\Sigma} &= -\dot{s} - \dot{x} - \dot{y}, \\ &= -1 + s + \frac{m_1 x s}{a_1 + s} - \frac{m_1 x s}{a_1 + s} + x + \frac{m_2 x y}{a_2 + x} - \frac{m_2 y x}{a_2 + x} + y, \\ &= -1 + s + x + y, \\ &= -\Sigma.\end{aligned}$$

Le système (2.2) s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{\Sigma} &= -\Sigma, \\ \dot{x} &= x \left(\frac{m_1(1 - \Sigma - x - y)}{1 + a_1 - \Sigma - x - y} - 1 - \frac{m_2 y}{a_2 + x} \right), \\ \dot{y} &= y \left(\frac{m_2 x}{a_2 + x} - 1 \right).\end{aligned}\tag{2.2'}$$

avec

$$\Sigma(0) = \Sigma_0 = 1 - s_0 - x_0 - y_0,$$

$$\Sigma_0 + x_0 + y_0 \leq 1.$$

Il est clair que $\lim_{t \rightarrow \infty} \Sigma(t) = 0$. On peut conclure que l'ensemble oméga limite du système (2.2') doit se trouver dans l'ensemble $\Sigma = 0$, et les trajectoires sur l'ensemble Oméga limite doivent satisfaire le système limite

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left(\frac{m_1(1 - x - y)}{1 + a_1 - x - y} - 1 - \frac{m_2 y}{a_2 + x} \right), \\ \dot{y} &= y \left(\frac{m_2 x}{a_2 + x} - 1 \right).\end{aligned}\tag{2.3}$$

avec

$$x(0) = x_0 \geq 0, y(0) = y_0 \geq 0, x_0 + y_0 \leq 1.$$

3. Cas défavorables :

La première étape dans l'analyse est d'éliminer les cas inadéquats, que ce soit pour la proie ou pour le prédateur.

On définit :

$$\lambda_i = \frac{a_i}{m_i - 1}, \quad i = 1, 2.$$

Lemme : [4]

i) Si $\lambda_1 < 0$ ou si $\lambda_1 \geq 1$ alors $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ et $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$.

ii) Si $\lambda_2 < 0$ ou si $\lambda_2 \geq 1$ alors $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$.

4. Etude du problème limite :

Dans la suite, nous ne considérons que le cas intéressant résumé dans l'hypothèse suivante :

Hypothèse (H0) : $0 < \lambda_i < 1$, pour $i = 1, 2$.

Le système (2.3) est un système dynamique bidimensionnel.

4.1. Points d'équilibre et stabilité :

Lemme [équilibres au bord] :

Sous l'hypothèse (H0) le système (2.3) admet deux points d'équilibre au bord :

- $e_1 = (0, 0)$ qui est un point-selle de séparatrice stable le demi-axe positif (oy) et de séparatrice instable le demi-axe positif (ox).
- $e_2 = (1 - \lambda_1, 0)$ qui est un point d'équilibre asymptotiquement stable si $\lambda_1 + \lambda_2 > 1$, et est un point-selle de séparatrice stable le demi-axe positif (ox) si $\lambda_1 + \lambda_2 < 1$.

Preuve :

Cherchons les points d'équilibre sur le bord :

$$\dot{x} = 0 \Rightarrow x = 0 \text{ ou } \frac{m_1(1-x-y)}{1+a_1-x-y} - 1 - \frac{m_2y}{a_2+x} = 0,$$

$$\dot{y} = 0 \Rightarrow y = 0 \text{ ou } \frac{m_2x}{a_2+x} - 1 = 0,$$

Pour $y = 0$ on trouve :

$$x = 0 \text{ ou } x = 1 - \frac{a_1}{m_1 + x} = 1 - \lambda_1,$$

Les deux points d'équilibre au bord sont donc :

$$e_1 = (0, 0), e_2 = (1 - \lambda_1, 0)$$

La stabilité locale sera déterminée par les valeurs propres de la matrice jacobienne:

$$M = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix}$$

avec

$$m_{11} = \frac{m_1(1-x-y)}{1+a_1-x-y} - \frac{m_2y}{a_2+x} - 1 + x \left(\frac{m_2y}{(a_2+x)^2} - \frac{m_1a_1}{(1+a_1-x-y)^2} \right),$$

$$m_{12} = \frac{-m_1a_1x}{(1+a_1-x-y)^2} - \frac{m_2x}{a_2+x},$$

$$m_{21} = \frac{m_2a_2y}{(a_2+x)^2},$$

$$m_{22} = \frac{m_2x}{a_2+x} - 1.$$

Dans ce qui suit, M_{e_i} désigne la matrice jacobienne calculée aux points d'équilibre $e_i, i = 1, 2$.

$$i) M_{e_1} = \begin{pmatrix} \frac{(m_1-1)(1-\lambda_1)}{1+a_1} & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}.$$

Remarquons que les valeurs propres sont sur la diagonale, une est strictement négative valant -1 , l'autre, sous l'hypothèse (H_0) est strictement positive. Donc l'origine e_1 est un point-selle, de séparatrice stable le demi axe positif (oy) et de séparatrice instable le demi axe positif (ox) .

ii)

$$M_{e_2} = \begin{pmatrix} -(1-\lambda_1) \frac{a_1 m_1}{(a_1 + \lambda_1)^2} & -(1-\lambda_1) \left[\frac{m_1 a_1}{(a_1 + \lambda_1)^2} + \frac{m_2}{1 + a_2 - \lambda_1} \right] \\ 0 & (m_2 - 1) \frac{(1 - \lambda_1 - \lambda_2)}{1 + a_2 - \lambda_1} \end{pmatrix},$$

De même les valeurs propres de M_{e_2} sont sur la diagonale, l'une est :

$$\frac{-(1 - \lambda_1)a_1 m_1}{(a_1 + \lambda_1)^2},$$

qui est négative d'après l'hypothèse (H0). D'autre part, si $\lambda_1 + \lambda_2 > 1$ alors l'autre valeur propre est négative, et donc e_2 est asymptotiquement stable. Si $\lambda_1 + \lambda_2 < 1$, e_2 est un point selle de séparatrice stable l'axe des x .

Lemme [équilibre intérieur] :

Supposons vérifiée l'hypothèse (H0).

Si $\lambda_1 + \lambda_2 < 1$, le système (2.3) admet un point d'équilibre intérieur $e_c = (x_c, y_c)$, auquel cas e_2 est instable. L'équilibre intérieur est localement asymptotiquement stable si

$$\frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2}.$$

Si $\lambda_1 + \lambda_2 > 1$, le système (2.3) n'admet pas de point d'équilibre intérieur e_c , auquel cas e_2 est globalement asymptotiquement stable.

Preuve :

L'existence d'un point d'équilibre intérieur $e_c = (x_c, y_c)$ signifie l'existence d'une solution, dans le quadrant positif, du système algébrique

$$\frac{m_1(1 - x_c - y_c)}{1 + a_1 - x_c - y_c} - \frac{m_2 y_c}{a_2 + x_c} = 1, \tag{2.3'}$$

$$\frac{m_2 x_c}{a_2 + x_c} = 1.$$

Il est clair que :

$$x_c = \lambda_2 = \frac{a_2}{m_2 - 1}.$$

D'après l'hypothèse (H0), $x_c > 0$.

Il reste à déterminer y_c . Si y_c existe alors elle vérifie l'égalité suivante :

$$\frac{m_1(1 - \lambda_2 - y_c)}{1 + a_1 - x_c - y_c} - \frac{m_2 y_c}{a_2 + \lambda_2} = 1,$$

qui devient

$$\frac{m_1(1 - \lambda_2 - y_c)}{1 + a_1 - \lambda_2 - y_c} - 1 = \frac{y_c}{\lambda_2},$$

ou bien

$$(m_1 - 1)(1 - \lambda_2 - \lambda_1 - y_c) = \frac{y_c}{\lambda_2}(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c). \quad (2.4)$$

La quantité $\lambda_2 + y_c$ étant strictement inférieure à 1, on a :

i) Si $\lambda_1 + \lambda_2 > 1$ alors il n'existe aucune solution y_c positive de (2.4), car les deux membres de l'équation sont de signes contraires. D'après le lemme [équilibres au bord], sous cette condition, e_2 est localement asymptotiquement stable alors que e_1 est toujours répulsif pour les trajectoires positives. Il reste à voir que cette stabilité est globale. Or on sait que les solutions du système limite sont bornées et que e_2 est le seul équilibre asymptotiquement stable et qu'il est sur le bord invariant. On peut utiliser alors le théorème de Poincaré-Bendixson pour déduire la stabilité asymptotique globale de e_2 (voir annexe).

ii) Si $\lambda_1 + \lambda_2 < 1$, auquel cas, d'après le lemme [équilibres au bord], e_2 est un point selle, alors le membre gauche de (2.4) donne l'équation d'une droite avec un zéro en $(1 - \lambda_1 - \lambda_2)$ et le membre de droite donne une parabole qui a pour zéros 0 et $1 + a_1 - \lambda_2$. Puisque $0 < 1 - \lambda_1 - \lambda_2 < 1 + a_1 - \lambda_2$, il y a une valeur unique y_c telle que $0 < y_c < 1 - \lambda_1 - \lambda_2$. Remarquons que x_c est aussi unique, d'où l'unicité, sous cette condition, de e_c . Ceci finit la preuve.

Nous allons nous restreindre au cas où il existe un équilibre intérieur. Nous faisons l'hypothèse suivante :

Hypothèse (H1) : $\lambda_1 + \lambda_2 < 1$.

Théorème : si $\frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2}$, alors l'équilibre intérieur e_c est localement asymptotiquement stable.

si $\frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} > \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2}$, alors l'équilibre intérieur e_c est répulsif et entouré par au moins un cycle limite [8].

Preuve :

Soit M_{e_c} la matrice jacobienne au point $e_c = (x_c, y_c)$.

$$M_{e_c} = \begin{pmatrix} \frac{-m_1 \lambda_2 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2} + \frac{m_2 y_c \lambda_2}{(a_2 + \lambda_2)^2} & -\frac{m_1 a_1 \lambda_2}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2} - 1 \\ \frac{(m_2 - 1) y_c}{\lambda_2 + a_2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Calculons le déterminant de cette matrice :

$$\det M_{e_c} = \frac{(m_2 - 1) y_c}{\lambda_2 + a_2} \left(\frac{m_1 a_1 \lambda_2}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2} + 1 \right).$$

Remarquons que $\det M_{e_c} > 0$, ce qui signifie que les parties réelles des valeurs propres ont le même signe. La stabilité dépend de la trace. Le point d'équilibre intérieur e_c est localement asymptotiquement stable si $\text{tr}M_{e_c} < 0$, c'est-à-dire si

$$\text{tr}M_{e_c} = \left(\frac{m_2 y_c}{(a_2 + \lambda_2)^2} - \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2} \right) \lambda_2 < 0.$$

Ce qui équivaut à

$$\begin{aligned} \frac{m_2 y_c}{(a_2 + \lambda_2)^2} &< \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2} \\ \frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} &< \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2}. \end{aligned} \quad (2.5)$$

Si l'inégalité est inversée alors le point e_c est instable, et d'après le théorème de Poincaré - Bendixson il existe au moins un cycle limite (voir annexe). Sur ce point, voir le chapitre suivant.

Chapitre 3

Prédation dans le chemostat : stabilité des solutions périodiques

Dans ce chapitre nous reconsidérons notre système

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left(\frac{m_1(1-x-y)}{1+a_1-x-y} - 1 - \frac{m_2y}{a_2+x} \right), \\ \dot{y} &= y \left(\frac{m_2x}{a_2+x} - 1 \right).\end{aligned}\tag{3.1}$$

et nous discutons l'existence des cycles limites et leur stabilité dans le cas où l'équilibre intérieur existe, c'est-à-dire quand la condition (H1) est vérifiée.

1. Expression de l'intégrale de la divergence le long d'un cycle :

D'après le dernier théorème du chapitre précédent, si l'équilibre intérieur e_c est instable, il est entouré par au moins un cycle limite. Si tous les cycles limites sont hyperboliques alors il y en a au moins un qui est stable voir théorème plus bas. En outre, étant donné que toutes les trajectoires se retrouvent dans un ensemble compact, il y a seulement un nombre fini de cycles limites. Le « plus grand » doit être « extérieurement » asymptotiquement stable et le « plus petit » asymptotiquement stable de l'intérieur. Pour montrer qu'il existe un unique cycle limite, il suffirait par exemple de démontrer qu'un cycle donné arbitrairement par le théorème de Poincaré-Bendixson est asymptotiquement stable, car il ne peut y avoir deux cycles concentriques asymptotiquement stables [7].

Par ailleurs, même lorsque l'équilibre intérieur est asymptotiquement stable, il pourrait être entouré d'un cycle. On verra que ce n'est pas le cas ici. Dans ce qui suit, on donnera une condition suffisante de stabilité, donc d'unicité d'un cycle limite autour de e_c lorsque ce dernier est stable.

Ecrivons le système (3.1) sous la forme suivante :

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

avec

$$\begin{aligned}f(x, y) &= x \left(\frac{m_1(1-x-y)}{1+a_1-x-y} - 1 - \frac{m_2y}{a_2+x} \right), \\ g(x, y) &= y \left(\frac{m_2x}{a_2+x} - 1 \right).\end{aligned}$$

Lemme 3.1 : *soit $\Gamma(t) = (x(t), y(t))$ une trajectoire T -périodique arbitraire de (3.1) supposée exister, et soit R le domaine du plan délimité par Γ , soit :*

$$\Delta = \int_0^T \left(\frac{\partial f}{\partial x}(x(t), y(t)) + \frac{\partial g}{\partial y}(x(t), y(t)) \right) dt. \quad (3.2)$$

Alors on peut écrire Δ sous la forme suivante

$$\Delta = \left(\frac{y_c}{m_2 x_c} - \frac{m_1 a_1 x_c}{(a_1 + s_c)^2} \right) T + \iint_R Q(x, y) dx dy, \quad (3.3)$$

où

$$Q(x, y) < 0.$$

La preuve du lemme est longue et technique. Elle est reportée au paragraphe suivant et peut être omise dans une première lecture. Notons que si la quantité entre parenthèses dans la formule (3.3) est négative alors la condition de stabilité de l'équilibre intérieur e_c

$$\frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2},$$

est satisfaite (et réciproquement).

Avant de démontrer le lemme, nous simplifions les notations en revenant aux variables de départ en posant

$$s(t) = 1 - x(t) - y(t),$$

$$s_c = 1 - x_c - y_c.$$

On montre alors dans les calculs suivants que

$$s(t) - s_c = \frac{\frac{1}{x(t)} \frac{dx}{dt} - \frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{y_c}{a_2 + \lambda_2} \right) \frac{1}{y(t)} \frac{dy}{dt}}{\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s(t))(a_1 + s_c)} + \frac{m_2}{a_2 + x(t)}} \quad (3.4)$$

En effet, d'après la première équation du modèle (3.1), on a

$$\frac{\dot{x}}{x} = \frac{m_1 s}{a_1 + s} - \frac{m_2 y}{a_2 + x} - 1,$$

Mais, de la première égalité du (2.3'), que l'on rappelle ci-dessous,

$$\frac{m_1(1 - x_c - y_c)}{1 + a_1 - x_c - y_c} - \frac{m_2 y_c}{a_2 + x_c} = 1, \quad (3.4')$$

on a

$$\frac{\dot{x}}{x} = \frac{m_1 s}{a_1 + s} - \frac{m_1 s_c}{a_1 + s_c} + \frac{m_2 y_c}{a_2 + \lambda_2} - \frac{m_2 y}{a_2 + y},$$

En ajoutant et en retranchant au second membre le terme

$$\frac{m_2 y_c}{a_2 + \lambda_2},$$

on obtient

$$\begin{aligned} \frac{\dot{x}}{x} &= \frac{m_1 a_1 (s - s_c)}{(a_1 + s)(a_1 + s_c)} - \frac{m_2}{a_2 + x} (y - y_c) + \frac{m_2 y_c}{(a_2 + \lambda_2)(a_2 + x)} (x - x_c), \\ &= \left(\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s)(a_1 + s_c)} + \frac{m_2}{a_2 + x} \right) (s - s_c) - \frac{m_2}{a_2 + x} (s - s_c) - \frac{m_2}{a_2 + x} (y - y_c) \\ &\quad + \frac{m_2 y_c}{(a_2 + \lambda_2)(a_2 + x)} (x - x_c), \\ &= \left(\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s)(a_1 + s_c)} + \frac{m_2}{a_2 + x} \right) (s - s_c) - \frac{m_2}{a_2 + x} (x_c - x) + \frac{m_2 y_c}{(a_2 + \lambda_2)(a_2 + x)} (x - x_c), \\ &= \left(\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s)(a_1 + s_c)} + \frac{m_2}{a_2 + x} \right) (s - s_c) + \left(\frac{m_2}{a_2 + x} + \frac{m_2 y_c}{(a_2 + x)(a_2 + \lambda_2)} \right) (x - \lambda_2), \\ &= \left(\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s)(a_1 + s_c)} + \frac{m_2}{a_2 + x} \right) (s - s_c) + \frac{m_2}{a_2 + x} \left(1 + \frac{y_c}{a_2 + \lambda_2} \right) (x - \lambda_2). \end{aligned}$$

D'autre part,

$$\begin{aligned} \frac{m_2}{a_2 + x} (x - \lambda_2) &= \frac{m_2}{m_2 - 1} \frac{1}{a_2 + x} ((m_2 - 1)x - (m_2 - 1)\lambda_2), \\ &= \frac{m_2}{m_2 - 1} \frac{1}{a_2 + x} (m_2 x - x - a_2), \\ &= \frac{m_2}{m_2 - 1} \frac{1}{a_2 + x} (m_2 x - (x + a_2)), \\ &= \frac{m_2}{m_2 - 1} \left(\frac{m_2 x}{a_2 + x} - 1 \right), \\ &= \frac{m_2}{m_2 - 1} \frac{\dot{y}}{y}. \end{aligned}$$

L'égalité de départ devient

$$\frac{\dot{x}}{x} = \left(\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s)(a_1 + s_c)} + \frac{m_2}{a_2 + x} \right) (s - s_c) + \frac{m_2}{m_2 - 1} \frac{\dot{y}}{y} \left(1 + \frac{y_c}{a_2 + \lambda_2} \right).$$

D'où l'égalité (3.4).

2. Preuve du lemme 3.1 :

Par souci de clarté, nous allons omettre la variable t d'intégration quelques fois.

Première étape : calculons $\frac{\partial f}{\partial x}$ et $\frac{\partial g}{\partial y}$.

$$\frac{\partial f}{\partial x}(x, y) = \frac{m_1(1 - x - y)}{1 + a_1 - x - y} - \frac{m_2 y}{a_2 + x} - 1 + x \left(\frac{-m_1 a_1}{(1 + a_1 - x - y)^2} + \frac{m_2 y}{(a_2 + x)^2} \right).$$

$$\frac{\partial g}{\partial y}(x, y) = \frac{m_2 x}{a_2 + x} - 1.$$

De là,

$$\Delta = \int_0^T \left(\left(\frac{m_1(1 - x - y)}{1 + a_1 - x - y} - \frac{m_2 y}{a_2 + x} - 1 \right) + x \left(\frac{-m_1 a_1}{(1 + a_1 - x - y)^2} + \frac{m_2 y}{(a_2 + x)^2} \right) + \left(\frac{m_2 x}{a_2 + x} - 1 \right) \right) dt.$$

Deuxième étape : scindons Δ en deux intégrales.

D'abord remarquons que

$$\frac{m_1(1 - x(t) - y(t))}{1 + a_1 - x(t) - y(t)} - \frac{m_2 y(t)}{a_2 + x(t)} - 1 = \frac{\dot{x}(t)}{x(t)}. \quad (3.5)$$

Par périodicité,

$$\int_0^T \frac{\dot{x}(t)}{x(t)} dt = \int_{x(0)}^{x(T)} \frac{dx}{x} = 0,$$

car

$$x(0) = x(T).$$

De la même manière on a

$$\int_0^T \frac{\dot{y}(t)}{y(t)} dt = \int_0^T \left(\frac{m_2 x(t)}{a_2 + x(t)} - 1 \right) dt.$$

ainsi, Δ devient

$$\begin{aligned}\Delta &= \int_0^T \left(\frac{m_2 y}{(a_2 + x)^2} - \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - x - y)^2} \right) x dt, \\ &= \int_0^T \frac{m_2 x y}{(a_2 + x)^2} dt - \int_0^T \frac{a_1 m_1 x}{(1 + a_1 - x - y)^2} dt, \\ &= I_1 + I_2.\end{aligned}$$

Troisième étape : calculons I_1 .

D'après la première équation du système (3.1), et sachant que $s_c = 1 - x_c - y_c$,

$$\begin{aligned}I_1 &= \int_0^T \frac{m_2 x y}{(a_2 + x)^2} dt = \int_0^T \left(\frac{x}{a_2 + x} \right) \left(\frac{m_2 y}{a_2 + x} \right) dt, \\ &= \int_0^T \frac{x}{a_2 + x} \left(\frac{m_1 (1 - x - y)}{a_1 + 1 - x - y} - 1 - \frac{\dot{x}}{x} \right) dt, \\ &= \int_0^T \frac{x}{a_2 + x} \left(\frac{m_1 s_c}{a_1 + s_c} - 1 \right) dt + \int_0^T \frac{x}{a_2 + x} \left(\frac{m_1 s}{a_1 + s} - \frac{m_1 s_c}{a_1 + s_c} \right) dt, \\ &= I_{11} + I_{12}.\end{aligned}$$

avec

$$\begin{aligned}I_{12} &= \int_0^T \frac{x}{a_2 + x} \frac{m_1 s (a_1 + s_c) - m_1 s_c (a_1 + s)}{(a_1 + s)(a_1 + s_c)} dt, \\ &= \frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} \int_0^T \left(\frac{x}{a_2 + x} \frac{s - s_c}{a_1 + s} \right) dt.\end{aligned}$$

D'après (3.5) ,

$$\begin{aligned}I_{12} &= \frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} \int_{\Gamma} \frac{x}{(a_2 + x)(a_1 + s)} \left(\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s_c)(a_1 + s)} + \frac{m_2}{a_2 + x} \right)^{-1} \left(\frac{dx}{x} \right. \\ &\quad \left. - \frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{y_c}{a_2 + \lambda_2} \right) \frac{dy}{y} \right).\end{aligned}$$

On peut écrire I_2 sous la forme

$$\int_{\Gamma} (P1(x, y) dx + Q1(x, y) dy),$$

avec

$$Q1(x, y) = -\frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{y_c}{m_2 \lambda_2}\right) \frac{x}{y} P(x, y),$$

$$P1(x, y) = (a_2 + x)^{-1} P(x, y),$$

$$\text{où } P(x, y) = \left(\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2 (a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x} \right)^{-1}.$$

Nous pouvons appliquer la formule de Green (voir Annexe) qui donne

$$I_{12} = \frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} \iint_R \left(\frac{\partial Q1(x, y)}{\partial x} - \frac{\partial P1(x, y)}{\partial y} \right) dx dy,$$

Où R est le domaine du plan délimité par Γ .

Le calcul de $\frac{\partial Q1}{\partial x}$ donne

$$\begin{aligned} \frac{\partial Q1}{\partial x}(x, y) = & -\frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{y_c}{m_2 \lambda_2}\right) \frac{1}{y} \left[\frac{1}{\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_1 (a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x}} \right. \\ & \left. + \frac{m_2 x (a_2 + a_1 + 1 - y)}{\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} (a_2 + x) + m_2 (a_1 + 1 - x - y)} \right]. \end{aligned}$$

Remarquons que

$$\frac{\partial Q1}{\partial x}(x, y) < 0.$$

Le calcul de $\frac{\partial P1}{\partial y}$ donne

$$\frac{\partial P1}{\partial y}(x, y) = \frac{1}{a_2 + x} \frac{m_2}{\left[\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2 (a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x} \right]^2}.$$

Il est clair que

$$\frac{\partial P1}{\partial y}(x, y) > 0.$$

Par conséquent l'intégrale I_{12} est négative.

Calculons maintenant I_{11}

$$I_{11} = \left(\frac{m_1 s_c}{a_1 + s_c} - 1 \right) \int_0^T \frac{x(t)}{a_2 + x(t)} dt.$$

D'après (3.4') et la deuxième équation du système (3.1) on obtient :

$$\begin{aligned} I_{11} &= \frac{1}{m_2} \left(\frac{m_1 s_c}{a_1 + s_c} - 1 \right) \int_0^T \left(\frac{y(t)}{y(t)} + 1 \right) dt, \\ &= \frac{T}{m_2} \left(\frac{m_1 s_c}{a_1 + s_c} - 1 \right), \\ &= T \frac{y_c}{a_2 + \lambda_2} = \frac{y_c T}{m_2 \lambda_2}. \end{aligned}$$

Quatrième étape : calculons I_2 .

Utilisons le même procédé pour la deuxième intégrale I_2 que nous décomposons comme suit :

$$\begin{aligned} I_2 &= - \int_0^T \frac{a_1 m_1 x}{(a_1 + s)^2} dt, \\ &= - \int_0^T \frac{x}{a_2 + x} \left\{ \left[\frac{m_1 a_1 (a_2 + x)}{(a_1 + s)^2} - \frac{m_1 a_1}{(a_1 + s_c)^2} (a_2 + x) \right] \right. \\ &\quad \left. + \left[\frac{m_1 a_1 (a_2 + x)}{(a_1 + s_c)^2} - \frac{m_1 a_1 (a_2 + \lambda_2)}{(a_1 + s_c)^2} \right] + \left[\frac{m_1 a_1 (a_2 + \lambda_2)}{(a_1 + s_c)^2} \right] \right\} dt, \\ &= I_{21} + I_{22} + I_{23}. \end{aligned}$$

Commençons par I_{21}

$$\begin{aligned} I_{21} &= - \int_0^T \frac{x}{a_2 + x} \left[\frac{m_1 a_1 (a_2 + x)}{(a_1 + s)^2} - \frac{m_1 a_1 (a_2 + x)}{(a_1 + s_c)^2} \right] dt, \\ &= a_1 m_1 \int_0^T \frac{x(s - s_c)(2a_1 + s + s_c)}{(a_1 + s_c)^2 (a_1 + s)^2} dt, \\ &= \frac{a_1 m_1}{(a_1 + s_c)^2} \int_0^T \frac{x(s - s_c)}{a_1 + s} dt + \frac{a_1 m_1}{a_1 + s_c} \int_0^T \frac{x(s - s_c)}{(a_1 + s)^2} dt. \end{aligned}$$

Chacune de ces intégrales peut être convertie en une intégrale curviligne (comme précédemment) en utilisant la formule de Green. La procédure est exactement la même et nous donnerons plus loin seulement le résultat final. On écrit

$$\int_0^T \frac{x(s - s_c)}{a_1 + s} dt = \iint_R \left(\frac{\partial Q_2(x, y)}{\partial x} - \frac{\partial P_2(x, y)}{\partial y} \right) dx dy,$$

où

$$P_2(x, y) = P(x, y),$$

$$Q_2(x, y) = -\frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{y_c}{m_2 \lambda_2} \right) \frac{x}{y} P(x, y).$$

$$\frac{\partial Q_2}{\partial x}(x, y) = -\frac{m_2}{m_2 - 1} \frac{1}{y} \left(1 + \frac{y_c}{m_2 \lambda_2} \right) \frac{\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2(a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x} + \frac{m_2(a_2 + a_1 + 1 - y)}{(a_2 + x)^2}}{\left(\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2(a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x} \right)^2},$$

$$\frac{\partial P_2}{\partial y}(x, y) = \frac{m_2}{(a_2 + x) \left(\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2(a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x} \right)^2}.$$

et l'on écrit

$$\int_0^T \frac{x(s - s_c)}{(a_1 + s)} dt = \iint_R \left(\frac{\partial Q_3(x, y)}{\partial x} - \frac{\partial P_3(x, y)}{\partial y} \right) dx dy,$$

où

$$P_3(x, y) = \frac{P(x, y)}{1 + a_1 - x - y},$$

$$Q_3(x, y) = -\frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{y_c}{m_2 \lambda_2} \frac{x P(x, y)}{y(1 + a_1 - x - y)} \right).$$

$$\begin{aligned} & \frac{\partial Q_3}{\partial x}(x, y) \\ = & -\frac{m_2}{m_2 - 1} \frac{y_c}{m_2 \lambda_2} \frac{1}{y} \frac{1}{(1 + a_1 - x - y)^2} \left(\frac{\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2(a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x} + \frac{m_2(a_2 + a_1 + 1 - y)}{(a_2 + x)^2}}{\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2(a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x}} (1 + a_1 \right. \\ & \left. - x - y) \right) + \frac{x}{\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c} + \frac{m_2(a_1 + 1 - x - y)}{a_2 + x}}, \end{aligned}$$

$$\frac{\partial P_3}{\partial x}(x, y) = \frac{\frac{m_1 a_1}{a_1 + s_c}}{(1 + a_1 - x - y)^2},$$

On peut noter que

$$\frac{\partial Q_2(x, y)}{\partial x} < 0, \quad \frac{\partial Q_3(x, y)}{\partial x} < 0, \quad \frac{\partial P_2(x, y)}{\partial y} > 0, \quad \frac{\partial P_3(x, y)}{\partial y} > 0.$$

Ainsi I_{21} peut être écrite comme une intégrale sur R qui a un intégrand négatif.

Notons qu'on peut écrire la deuxième équation du système (3.1) sous la forme suivante

$$\dot{y} = y \frac{(m_2 - 1)}{a_2 + x} (x - \lambda_2), \quad (3.6)$$

A présent, regardons le cas plus aisé des deux autres intégrales. D'après (3.6)

$$\begin{aligned} I_{22} &= -\frac{m_1 a_1}{(a_1 + s_c)^2} \int_0^T \frac{x(x - \lambda_2)}{a_2 + x} dt, \\ &= -\frac{m_1 a_1}{(m_2 - 1)(a_1 + s_c)^2} \int_0^T \frac{x \dot{y}}{y} dt, \\ &= -\frac{m_1 a_1}{(m_2 - 1)(a_1 + s_c)^2} \int_{\Gamma} \frac{x}{y} dy, \\ &= -\frac{m_1 a_1}{(m_2 - 1)(a_1 + s_c)^2} \iint_R \frac{1}{y} dx dy. \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} I_{23} &= -\frac{m_1 a_1 (a_2 + \lambda_2)}{(a_1 + s_c)^2} \int_0^T \frac{x}{a_2 + x} dt, \\ &= -\frac{m_1 a_1 (a_2 + \lambda_2)}{m_2 (a_1 + s_c)^2} \int_0^T \left(\frac{\dot{y}}{y} + 1 \right) dt, \\ &= -\frac{m_1 a_1 (a_2 + \lambda_2)}{m_2 (a_1 + s_c)^2} T = -\frac{m_1 a_1 \lambda_2}{(a_1 + s_c)^2}. \end{aligned}$$

La collecte de toutes les intégrales ci-dessus donnent

$$\Delta = \left(\frac{-m_1 a_1 \lambda_2}{(a_1 + s_c)^2} + \frac{y_c}{m_2 \lambda_2} \right) T + \iint_R Q(x, y) dx dy,$$

avec

$$\begin{aligned} Q(x, y) &= \frac{\partial Q_1}{\partial x}(x, y) + \frac{\partial Q_2}{\partial x}(x, y) + \frac{\partial Q_3}{\partial x}(x, y) + \frac{\partial P_1}{\partial y}(x, y) + \frac{\partial P_2}{\partial y}(x, y) + \frac{\partial P_3}{\partial y}(x, y) \\ &\quad + -\frac{m_1 a_1}{(m_2 - 1)(a_1 + s_c)^2} \iint_R \frac{1}{y} dx dy, \end{aligned}$$

où

$$Q(x, y) < 0.$$

Ce qui achève la preuve du lemme.

3. Stabilité globale de l'équilibre intérieur :

Nous montrons que si l'équilibre intérieur est localement asymptotiquement stable, il l'est alors globalement. Nous démontrons d'abord que si un tel équilibre est entouré par un cycle limite, ce dernier est nécessairement asymptotiquement stable. Rappelons d'abord la condition (2.5) de stabilité de e_c .

$$\frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2}. \quad (3.7)$$

Lemme 3.2 : *Supposons que la condition (2.5) est vérifiée. S'il existe une trajectoire Γ autour de e_c , alors Γ est asymptotiquement stable.*

Preuve :

La quantité dans l'intégrale (3.2) est la trace de la matrice jacobienne pour le système (3.1). Le théorème de Floquet (voir Annexe) s'applique. Remarquons qu'une orbite périodique pour un système autonome a un de ses multiplicateurs de Floquet qui vaut 1. L'autre vaut donc e^Δ où Δ est donné par le lemme 3.1. D'après la condition (3.7), on voit que $\Delta < 0$. L'orbite périodique, si elle existe, est asymptotiquement stable.

Théorème 1 : *si (3.7) est vérifiée, alors l'équilibre intérieur est globalement asymptotiquement stable (toutes les solutions positives tendent vers e_c).*

Preuve :

D'après la condition (2.5) le point e_c est localement asymptotiquement stable. Par le théorème de Poincaré-Bendixson et par le fait que les solutions sont bornées, il suffit de montrer que sous la condition (3.7) il n'y a pas de cycles limites. Rappelons d'abord qu'il est impossible d'avoir un nombre fini de cycles concentriques qui soient tous asymptotiquement stables. Rappelons aussi que dans ce cas, il ne peut exister qu'au plus un nombre fini de cycles. Supposons par l'absurde qu'il existe un cycle limite. D'après le lemme 3.2, ce cycle **arbitraire** est asymptotiquement stable, donc unique. En particulier, ce cycle serait intérieurement stable, ce qui contredit clairement la stabilité asymptotique locale de e_c .

4. Existence de solutions périodiques :

On rappelle que lorsque e_c est instable, par le théorème de Poincaré-Bendixson, on sait qu'il existe un nombre fini de cycles limites. Le théorème suivant affirme que parmi ces cycles limites, il y en a au moins un qui soit stable.

Théorème2 : Sous la condition

$$\frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} > \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2},$$

il existe au moins un cycle autour de e_c qui soit est asymptotiquement stable pour (3.1).

Preuve :

Notons par $\Gamma_n, i = 1..n$, les cycles limites concentriques du système (3.1). Rappelons que le plus grand cycle Γ_n est extérieurement stable et que le plus petit Γ_1 est intérieurement stable. Si Γ_n est intérieurement stable, le problème est résolu. Sinon, Γ_{n-1} est extérieurement stable. Si ce dernier est intérieurement stable, le problème est résolu. Sinon, Γ_{n-2} est extérieurement stable. Comme le nombre de cycles est fini, ce raisonnement peut aller « au pire » à l'hypothèse que Γ_2 est intérieurement instable, ce qui force le petit cycle Γ_1 à être extérieurement stable, donc stable.

Remarque sur l'unicité : Dans [9], Kuang a montré que si les paramètres sont tels que

$$\frac{y_c}{m_2 \lambda_2^2} - \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \lambda_2 - y_c)^2}$$

est assez petit et positif, alors il n'existe qu'un seul cycle limite qui sera donc stable.

5. Simulations numériques :

Dans la suite, pour illustrer ces résultats, nous présentons des simulations numériques dans trois situations. Nous avons utilisé le MATLAB R2010a.

1) Non existence d'un équilibre intérieur.

Les paramètres choisis dans le modèle (2.2) sont $a_1 = 0.3, a_2 = 0.4, m_1 = 1.5, m_2 = 1.67, s_0 = 0.4, x_0 = 0.6, y_0 = 0.6$. Les figures 1 et 2 montrent que la densité du prédateur tend vers 0 quand celle de la proie tend vers 0.4. La figure 3 est un projection sur le plan (x, y) de l'orbite correspondant dans l'espace (s, x, y) de la figure 4.

2) Équilibre intérieur asymptotiquement stable.

Les valeurs des paramètres sont $a_1 = 0.3, a_2 = 3.2, m_1 = 12, m_2 = 20, s_0 = 0.4, x_0 = 0.6, y_0 = 0.6$. Les figures 5, 6,7 et 8 montrent la coexistence de toutes les espèces à l'équilibre.

3) Équilibre intérieur instable.

Les valeurs des paramètres sont $a_1 = 0.3$, $a_2 = 0.4$, $m_1 = 10$, $m_2 = 5$, $s_0 = 0.4$, $x_0 = 0.6$, $y_0 = 0.6$. Les figures 9, 10, 11 et 12 montrant une coexistence des espèces sous un régime périodique.

Fig.1 : les variations de x dans le chemostat en fonction du temps t

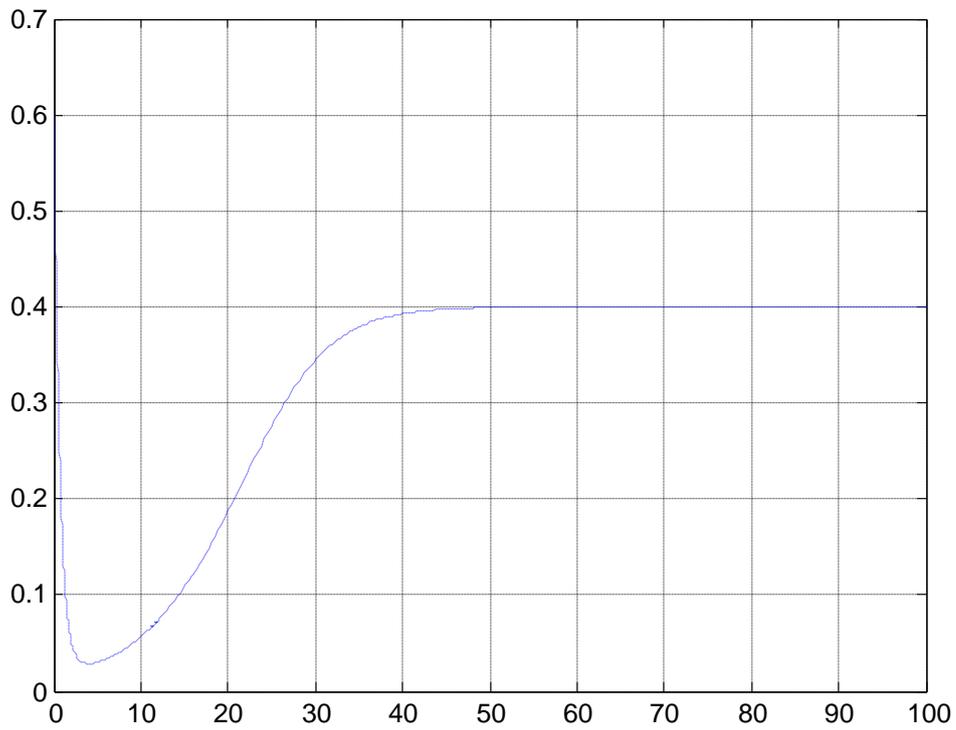


Fig.2 : les variations de y dans le chemostat en fonction du temps t

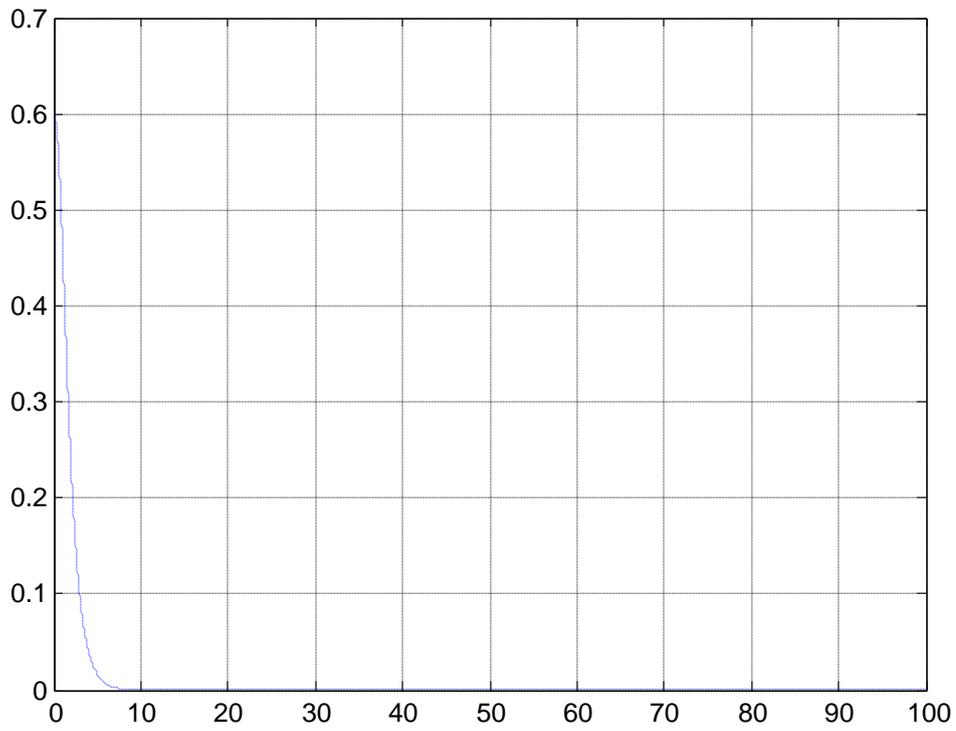


Fig.3 : les variations dans l'espace (x,y)

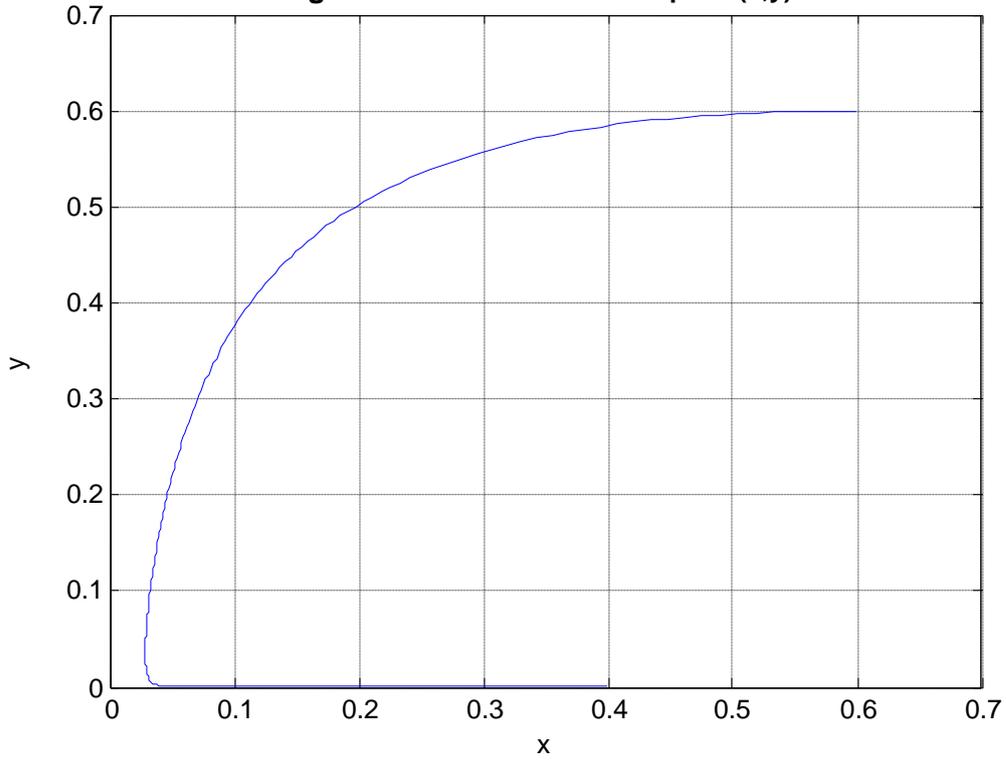


Fig.4 : les variations dans l'espace (s,x,y)

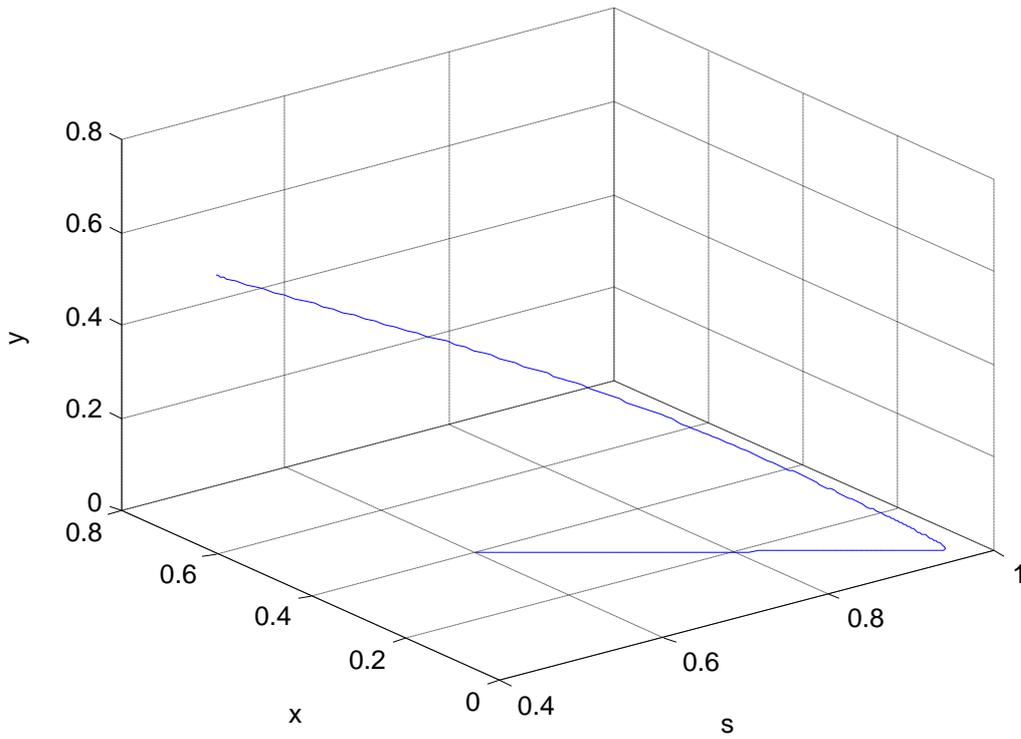


Fig.5 : les variations de x dans le chemostat en fonction du temps t

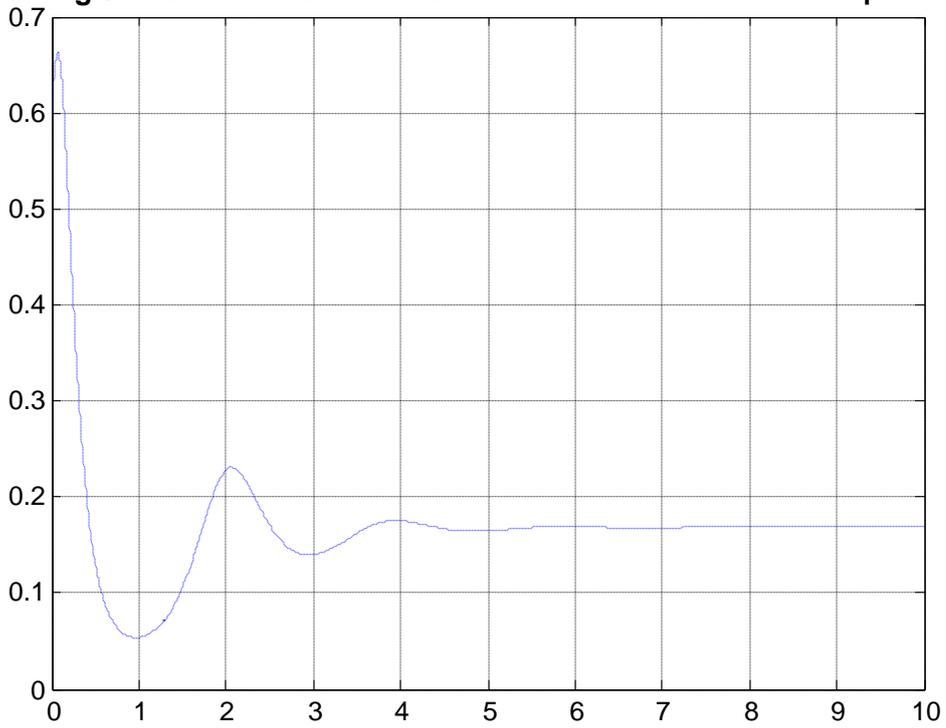


Fig.6 : les variations de y dans le chemostat en fonction du temps t

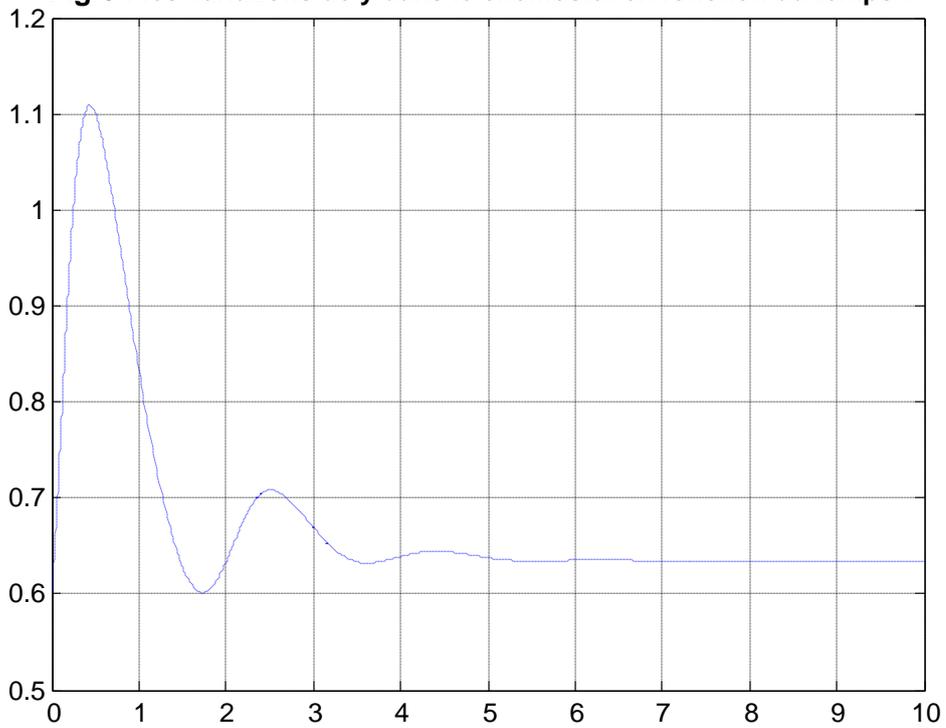


Fig.7 : les variations dans l'espace (x,y)

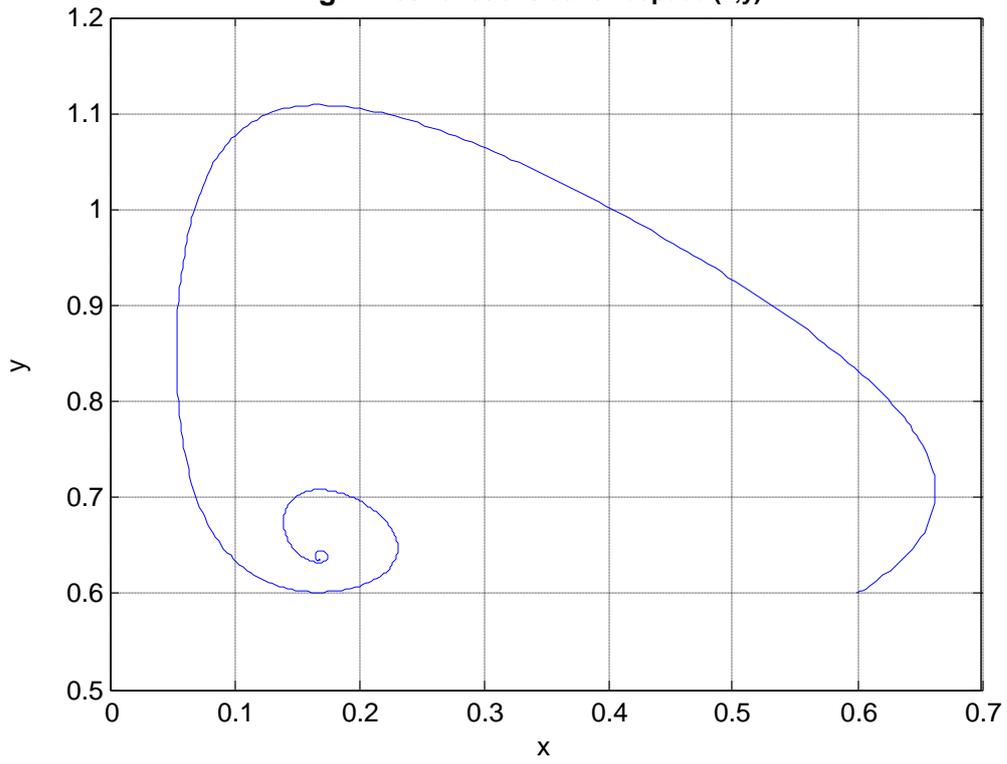


Fig.8 : les variations dans l'espace (s, x, y)

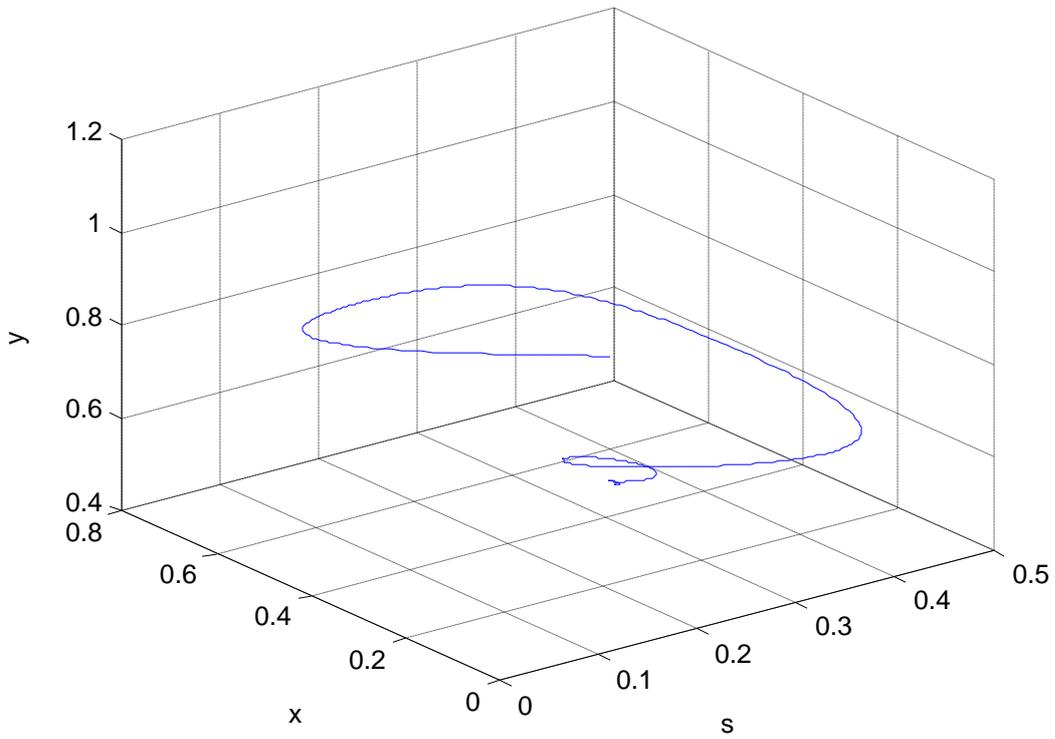


Fig.9 : les variations de x dans le chemostat en fonction du temps t

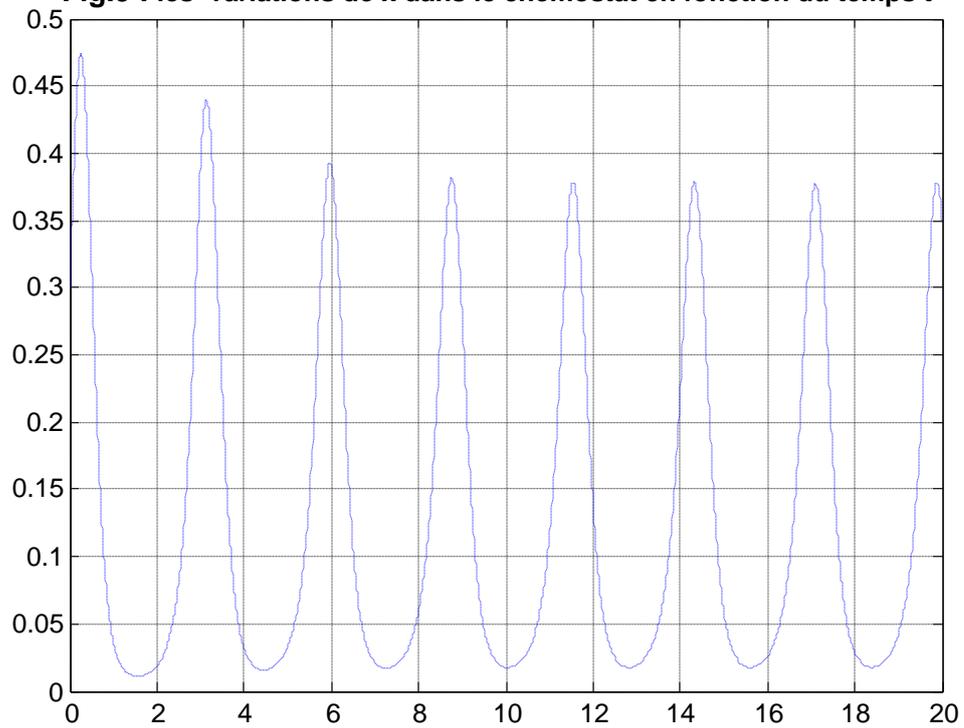


Fig.10 : les variations de y dans le chemostat en fonction du temps t

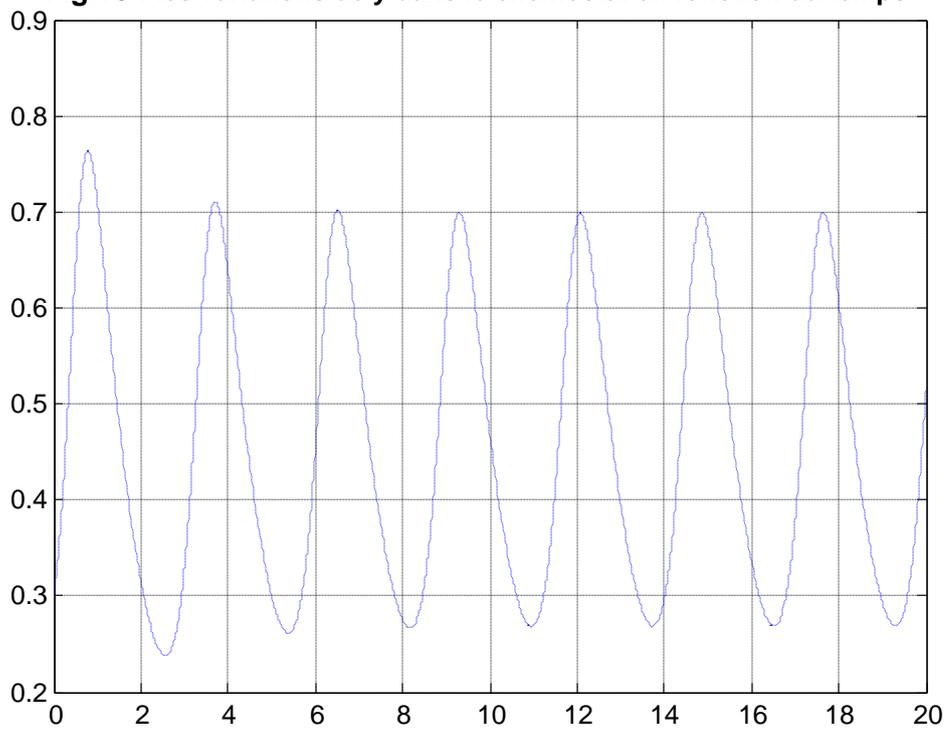


Fig.11 : les variations dans l'espace (x, y)

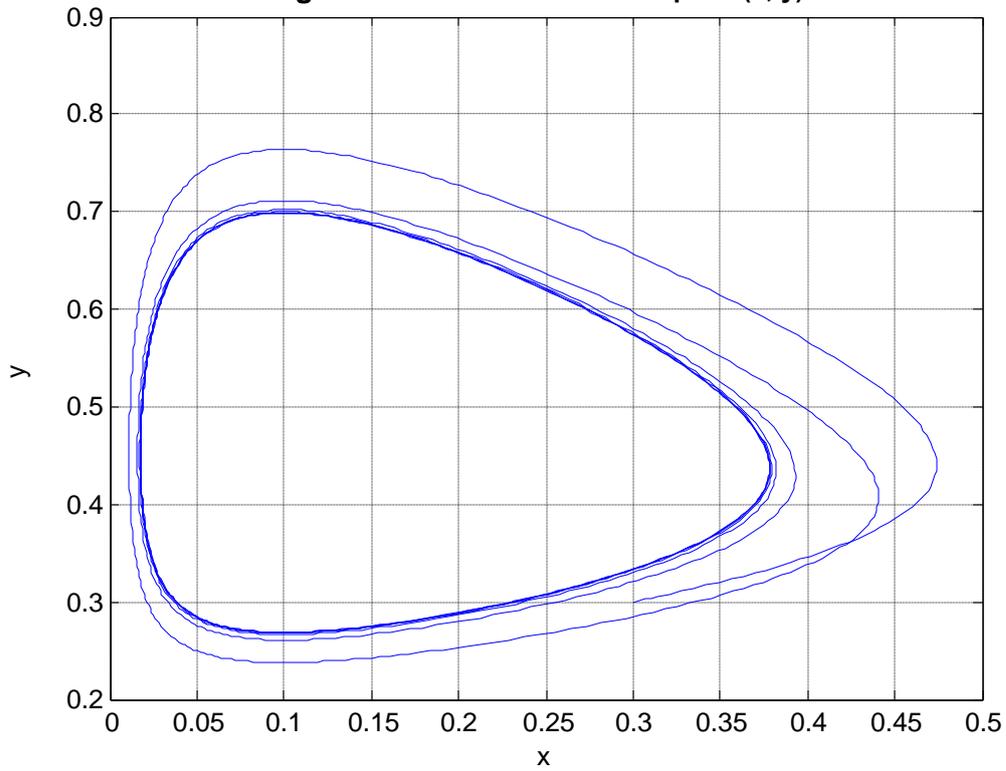
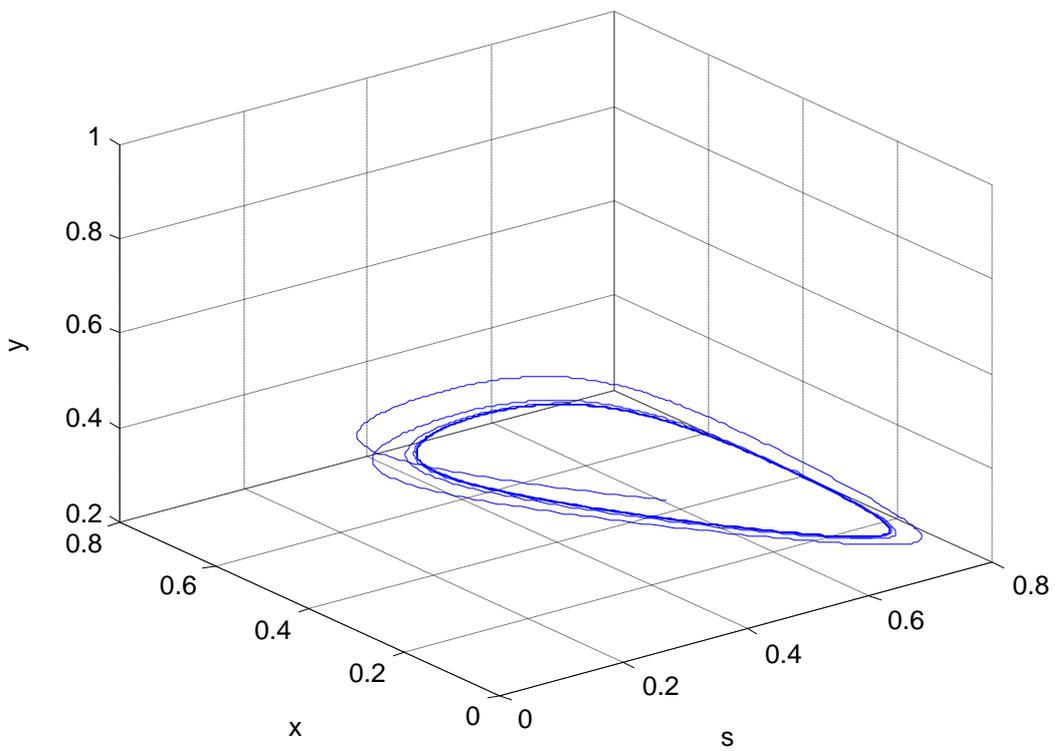


Fig.12 : les variations dans l'espace (s, x, y)



Annexe

1. Théorème de Poincaré-Bendixson :

On considère le système autonome :

$$\dot{x} = f(x), \quad (1)$$

où $f : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une application de classe C^1 sur un ouvert U de \mathbb{R}^n . On rappelle brièvement la notion d'ensemble oméga-limite. On suppose que les solutions sont définies pour tous les temps positifs.

Soit $\Gamma_+(x) = \{\Phi_t(x) ; t > 0\}$ l'orbite positive de $x \in U$ où $\Phi_t(x)$ désigne la solution du système passant par x . On appelle ensemble ω -limite de x l'ensemble noté $\omega(x)$ des points d'accumulation de Γ_+ (ensemble de toutes les limites possibles de suites extraites de $(\Phi_t(x))_{t>0}$). Plus précisément

$\omega(x) = \{p \in \mathbb{R}^n ; \exists (t_k)_{k \in \mathbb{N}}, \text{ tel que } t_k \rightarrow +\infty \text{ quand } k \rightarrow +\infty, \text{ et } \Phi_{t_k}(x) \rightarrow p \text{ quand } k \rightarrow +\infty\}$. Ainsi

$$\omega(x) = \bigcap_{T \geq 0} \overline{\{\Phi_t(x) ; t > T\}}$$

1.1 Propriétés :

L'ensemble ω -limite d'un point x de U possède les propriétés suivantes :

- I. $\omega(x)$ est un fermé et peut être vide.
- II. $\omega(\Phi_t(x)) = \omega(x)$ pour tout t .
- III. $\omega(x)$ est invariant.
- IV. $\forall z \in \omega(x), \omega(z) \subset \omega(x)$.

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

- V. $\omega(x)$ est compact non vide et connexe.

1.2 Théorème [Poincaré-Bendixson] :

Supposons que $n = 2$. Soit $x \in U$ tel que sa trajectoire positive $\Gamma_+(x) = \{\Phi_t(x) ; t > 0\}$ soit contenue dans un compact K . On suppose que K contient un nombre fini des points d'équilibre. 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 d'orbites reliant ces équilibres.

2. Théorie de Floquet :

Soit le système linéaire non autonome

$$\dot{x} = A(t)x. \quad (2)$$

où $x \in \mathbb{R}^n$ et $A(t)$ une matrice $n \times n$ périodique de période T .

Théorème : Si $\phi(t)$ est une matrice fondamentale, alors $\psi(t) = \phi(t + T)$ est aussi une matrice fondamentale. Pour toute matrice fondamentale $\phi(t)$ il existe une matrice périodique inversible $P(t)$ de période T et une matrice constante B de telle sorte que

$$\phi(t) = P(t)e^{Bt}.$$

Les valeurs propres de $\phi(t) = P(t)e^{Bt}$ sont appelés les **multiplicateurs de Floquet**, les valeurs propres de B sont appelées les **exposants de Floquet**. Habituellement il n'est pas possible de calculer les exposants ou multiplicateurs de Floquet.

Soit $\phi(t)$ une matrice fondamentale de (2) telle que $\phi(0) = I$, où I est la matrice identité. Alors

$$\det \phi(t) = \exp \left[\int_0^t \operatorname{tr} A(s) ds \right],$$

d'où, d'après le théorème précédent,

$$\det \phi(T) = \det[e^{BT}] = \exp \left[\int_0^T \operatorname{tr} A(s) ds \right],$$

où \det et tr désignent le déterminant et la trace d'une matrice. Ainsi, le produit des multiplicateurs de Floquet est égal à $\det \phi(T)$. Cette propriété est particulièrement utile en dimension 2.

Reconsidérons maintenant le système (1) et supposons qu'il admet une orbite T -périodique γ . On désignera par $\gamma(t)$ une solution T -périodique d'orbite γ . La linéarisation autour de cette solution donne un système de la forme

$$\dot{y} = f_x(\gamma(t))y.$$

où $f_x(\gamma(t))$ est la matrice jacobienne évaluée en la solution périodique du système. La matrice jacobienne évaluée en $\gamma(t)$ est périodique de période T . Il s'agit d'un système de la forme (2). Une solution $\gamma(t)$ est dite **orbitalement asymptotiquement stable** si, pour tout $\varepsilon > 0$, il existe un $\delta > 0$ tel que si une trajectoire de (1) se trouve à une distance de γ inférieure à δ alors elle reste à une distance inférieure à ε pour tous les temps ultérieurs et a γ comme ensemble ω -limite. On dit aussi que l'orbite périodique γ est asymptotiquement stable.

Théorème : Si $n - 1$ multiplicateurs de Floquet se trouvent à l'intérieur du cercle unité dans le plan complexe, alors l'orbite périodique γ est asymptotiquement stable.

3. Théorème de Green :

Soit D un domaine borné du plan \mathbb{R}^2 délimité par la courbe plane fermée C orientée positivement. Si les fonctions $P(x, y)$ et $Q(x, y)$ sont deux fonctions continûment différentiables dans une région ouverte qui contient D , alors :

$$\int_C P(x, y)dx + Q(x, y)dy = \iint_D \left(\frac{\partial Q}{\partial x} - \frac{\partial P}{\partial y} \right) dx dy.$$

4. Théorème de convergence de Thieme :

Considérons deux systèmes d'équations différentielles ordinaires de la forme

$$z' = Az, \quad y' = f(y, z), \quad (3)$$

$$x' = f(x, 0), \quad (4)$$

avec

$$z \in \mathbb{R}^n, (y, z) \in D \subset \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m,$$

$$x \in \Omega = \{x : (x, 0) \in D\} \subset \mathbb{R}^n.$$

On suppose que f est continûment différentiable, D est positivement invariant pour le système (3). Ce dernier est supposé être dissipatif dans le sens où il existe un sous-ensemble compact de D dans lequel chaque solution finit par entrer sans ne plus en sortir. Les hypothèses supplémentaires suivantes seront utilisées.

(H1) Toutes les valeurs propres de A sont à parties réelles strictement négatives.

(H2) L'équation (4) admet un nombre fini de points d'équilibre, dont chacun est hyperbolique. Notons ces points d'équilibre par x_1, x_2, \dots, x_p .

(H3) La dimension de la variété stable de x_i est n pour $1 \leq i \leq r$, et la dimension de la variété stable de x_j est inférieure strictement à n pour $j = r + 1, \dots, p$.

i.e. $\dim(M^+(x_i)) = n$, $i = 1, \dots, r$; $\dim(M^+(x_j)) < n$ pour $j = r + 1, \dots, p$.

(H4) $\Omega = \bigcup_{i=1}^p M^+(x_i)$.

(H5) L'équation (4) ne possède pas une chaîne fermée consistant en trajectoires hétéroclines reliant des points d'équilibre et parcourues dans le même sens.

Théorème :

Supposons que les hypothèses (H1) – (H5) sont vérifiées. Soit $(y(t), z(t))$ une solution de (3). Alors, pour un certain i , $\lim_{t \rightarrow +\infty} (y(t), z(t)) = (x_i, 0)$.

Références

[par ordre de citation]

- [0] H. Smith, P. Waltman, *The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition*, Cambridge University Press, 1995.
- [1] J. ARINO, *Modélisation structurée de la croissance du phytoplancton en chemostat*, Thèse de doctorat de l'Université Joseph Fourier. 2001.
- [2] J. Monod, La technique de culture continue; théorie et applications, *Annales de l'Institut Pasteur* 79 : 390-401. 1950.
- [3] H. R. Thieme, Asymptotically autonomous differential equations in the plane, *Rocky Mountain Journal of Mathematics* 24 : 351-80. 1994.
- [4] H. Smith, P. Waltman, Competition for a single limiting resource in continuous culture: The variable-yield model, *SIAM Journal on Applied Mathematics* 54 : 1113-31. 1994.
- [5] E. O. Powell, Criteria for the growth of contaminants and mutants in continuous culture, *Journal of General Microbiology* 18 : 259-68. 1958.
- [6] R. Aris, A. E. Humphrey, Dynamics of a chemostat in which two organisms compete for a common substrate, *Biotechnology and Bioengineering* 19 : 1375-86. 1977.
- [7] D. Erle, H. Mayer, T. Plesser, The existence of stable limit cycles for enzyme catalyzed reactions with positive feedback, *Mathematical Biosciences* 44 : 191-208. 1979.
- [8] H.-R. Zhu, H. Smith, Stable periodic orbits for a class of three dimensional competitive systems, *Journal of Differential Equations* 110 : 143-56. 1994.
- [9] Y. Kuang, Delay differential equations with applications in population dynamics, in *Mathematics in Science and Engineering*, vol. 191. Boston : Academic Press. 1993.