

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE  
UNIVERSITE ABOU BEKR BELKAID - TLEMCEN -

\*\*\*\*\*



Faculté des Sciences  
Département de Mathématiques

Mémoire pour l'obtention du diplôme de Master

Option : Systèmes Dynamiques et Applications

Sur le Thème :

**Sur la persistance à l'équilibre de modèles  
densité-dépendants avec interaction  
intra-spécifique**

Présenté par :

*M<sup>elle</sup>* Benmostefa Soumia

Soutenu le : 08/11/2012 devant le jury composé de :

*M<sup>r</sup>* **A. Moussaoui** Maître de Conférences. A à l'U.A.B-Tlemcen  
*M<sup>r</sup>* **F. Borsali** Maître Assistant. A à l'U.A.B-Tlemcen  
*M<sup>r</sup>* **K. Yadi** Maître de Conférences. A à l'U.A.B-Tlemcen

**Président**  
**Examineur**  
**Encadreur**

**Année universitaire : 2011 – 2012**

A ma famille  
et  
à tous mes amis

# Remerciements

Avant tous je remercie ALLAH qui m'a donné la force, le courage et la patience pour terminer ce mémoire.

J'adresse mes remerciements, avec respect et gratitude à Monsieur K.Yadi pour avoir encadré ce travail.

Je tiens à remercier Monsieur F.Borsali et Monsieur A.Moussaoui, les membres du jury, de m'avoir fait l'honneur de leur présence et d'avoir accepté de lire ce travail et de me faire part de leurs observations, suggestions et appréciations.

Enfin, Je tiens à remercier mon frère Mohammed et mes amis Hayat, Sarra, Kheira et toutes les personnes ayant permis l'accomplissement de ce mémoire.

# Table des matières

Introduction	3
<b>1</b> Persistance à l'équilibre d'un premier modèle	<b>7</b>
1.1 Présentation du modèle	7
1.2 Etude du modèle	8
1.2.1 Lemmes préliminaires	8
1.2.2 Résultat principal	9
1.2.3 Preuve du théorème	10
1.3 Cas particuliers	17
1.3.1 Exemples de fonctions $\mu_i$	17
1.3.2 Exemple de fonctions $\theta_i$	19
1.4 Applications	19
<b>2</b> Persistance à l'équilibre d'un second modèle	<b>25</b>
2.1 Présentation du modèle	25
2.2 Résultats préliminaires	26
2.3 Etude de stabilité	28
2.3.1 Transformation du modèle	28
2.3.2 Stabilité locale	30
2.3.3 Stabilité globale	31
2.4 Application	34
Bibliographie	37



# Introduction

Notons d'abord que ce travail est une synthèse des deux articles suivants :

- *Effect on persistence of intra-specific competition in competition models [6].*
- *Stability analysis of an ecological model [4].*

Le chemostat est un outil développé pour comprendre le fonctionnement d'un système simplifié, contrôlé au laboratoire (voir [12, 7]). Il est également largement utilisé dans des applications nécessitant la production d'organismes vivants de petites tailles intervenant dans des réactions biochimiques comme les bactéries par exemple. Le chemostat est un dispositif expérimental comportant au moins deux compartiments : un réservoir de ressources nutritives et un milieu de culture (voir le figure 1).

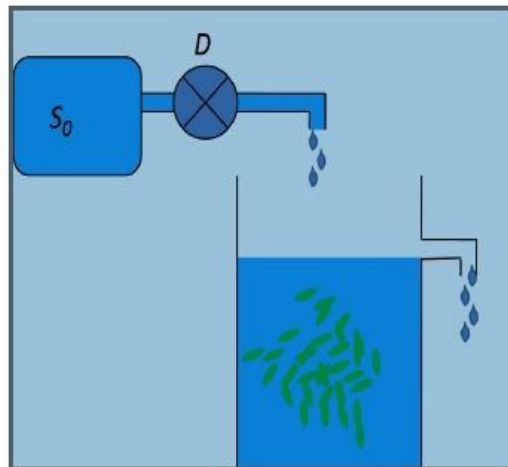


Figure 1: Schéma d'un chemostat

La ressource nutritive est en concentration fixée  $S_0$  dans le réservoir. Elle est apportée en continu dans le milieu de culture, à un taux noté  $D$ . Cette ressource est utilisée ensuite par une ou plusieurs populations de micro-organismes. Chaque population est caractérisée notamment par un taux de croissance. Dans le cas d'une population isolée notons  $\mu$  le taux de croissance de la population<sup>1</sup>. Supposons que nous ne considérons comme variables d'état que la ressource nutritive dans le milieu de culture et la biomasse de la population en culture. On note  $s(t)$  la concentration de ressources à l'instant  $t$  et  $x(t)$  la biomasse à l'instant  $t$ . La formulation est :

$$\begin{cases} \dot{s} &= D(S_0 - s) - \mu(s)x, \\ \dot{x} &= \mu(s)x - Dx. \end{cases} \quad (1)$$

La théorie mathématique de ce système a été élaborée par Spicer [1] dans les années 1950 et peut être trouvée dans de nombreux manuels. La monographie de Smith et Waltman [11] traite un bon nombre de questions mathématiques liées aux chemostats. A l'équilibre, les concentrations de substrat et de la biomasse  $(s^*, x^*)$  sont données par le système suivant :

$$\begin{cases} 0 &= D(S_0 - s^*) - \mu(s^*)x^*, \\ 0 &= (\mu(s^*) - D)x^*, \end{cases}$$

à partir duquel on peut déduire que soit  $x^* = 0$  auquel cas, le chemostat est dit être « lessivé », soit  $\mu(s^*) = D$ .

Le modèle avec compétition entre plusieurs micro-organismes dans le même dispositif à été ensuite étudié, soit

$$\begin{cases} \dot{s} &= D(S_0 - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s) - d_i)x_i, \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n) \quad (2)$$

et pour lequel il a été montré que la coexistence n'était pas possible, une des espèces éliminant toutes les autres. Cette prédiction théorique a été corroborée par les expériences de Hansen et Hubbel [14], mais il y a de nombreux exemples de cultures en continu où un grand nombre d'espèces sont en compétition pour relativement peu de substrats et où aucune espèce ne semble être éliminée.

Par exemple, des travaux récents (voir par exemple [2, 3, 4, 5, 6, 7, 8]), montrent comment la considération d'un terme d'interaction intra-spécifique dans les lois de croissance des populations permet d'expliquer la persistance de plusieurs espèces en compétition pour une même ressource. Pour exprimer l'interaction intra-spécifique, les fonctions  $\mu_i(s)$  sont remplacées dans le modèle (2) par des fonctions « densité-dépendantes » (c'est-à-dire dans lesquelles les taux de croissances dépendent de la taille de la population) qui sont

<sup>1</sup>Souvent,  $\mu$  est choisie telle que  $\mu(0) = 0$  et  $\mu'(s) > 0$ . C'est le cas de la fonction de Monod  $\mu(s) = \frac{ms}{a+s}$ .

notées par  $h_i(s, x_i)$  et cela veut dire que les seuls individus qui exercent une pression sur un individu d'une espèce  $i$  donnée sont les individus de sa propre espèce. En d'autres termes, plus forte est la concentration d'une espèce, plus petite est sa croissance. Dans [2] et [8] les auteurs présentent une étude sur le nouveau modèle, où les coefficients  $d_i$  sont tous égaux aux taux  $D$ . Le principal message véhiculé par ces travaux est que l'interaction intra-spécifique peut conduire à l'existence d'un point d'équilibre positif globalement asymptotiquement stable et donc peut expliquer la coexistence des espèces.

Ce mémoire est consacré aux problèmes d'analyse de stabilité pour des modèles densité-dépendants avec interaction intra-spécifique. Le modèle général est donné par :

$$\begin{cases} \dot{s} &= f(s) - \sum_{i=1}^n h_i(s, x_i)x_i, \\ \dot{x}_i &= (h_i(s, x_i) - d_i)x_i. \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n) \quad (3)$$

Ce travail est composé de deux chapitres :

- Dans le premier chapitre,  $f(s)$  appartient à une famille de fonctions qui ne sont pas nécessairement linéaires ou décroissantes comme dans le chemostat classique. Les constantes  $d_i$  sont strictement positives, non nécessairement égales et les fonctions de croissance admettent une décomposition de la forme  $h_i(s, x_i) = \mu_i(s)\theta_i(x_i)$ . La fonction  $\theta_i$  est choisie de manière à réduire la croissance lorsque la taille de la population augmente.

- Dans le second chapitre, nous considérons le même modèle mais où la fonction  $f$  est décroissante mais pas nécessairement linéaire, les coefficients  $d_i$  ne sont pas nécessairement égaux et le taux de croissance de chaque espèce  $h_i$  est une fonction croissante du substrat et décroissante de la concentration de l'espèce.

Dans les deux cas, nous allons montrer, avec des présentations légèrement différents, qu'il y a coexistence à l'équilibre des populations.





# Chapitre 1

## Persistance à l'équilibre d'un premier modèle

*Dans ce chapitre (voir [6]) nous considérons un modèle de compétition de  $n$  espèces pour une ressource avec interaction intra-spécifique comme expliqué dans l'introduction. L'intra-spécificité est modélisée dans ce cas par la considération d'une fonction de croissance densité-dépendante. Nous montrons que ce système admet un point d'équilibre positif globalement asymptotiquement stable. La démonstration repose sur l'existence d'une fonction de Lyapunov.*

### 1.1 Présentation du modèle

Nous considérons le modèle densité-dépendant défini dans  $D_f = [0, +\infty[^{n+1}$

$$\begin{cases} \dot{s} &= f(s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)\theta_i(x_i)x_i, \\ \dot{x}_i &= [\mu_i(s)\theta_i(x_i) - d_i]x_i. \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n) \quad (1.1)$$

Nous supposons que le système satisfait les hypothèses suivantes<sup>1</sup> :

**(H<sub>1</sub>)** La fonction  $f$  est telle que  $f(0) \geq 0$ .

**(H<sub>2</sub>)** Les fonctions  $x_i \mapsto \theta_i(x_i)$  sont strictement positives, strictement décroissantes et  $\theta_i(0) = 1$ . Les fonctions  $x_i \mapsto \theta_i(x_i)x_i$  sont strictement croissantes.

---

<sup>1</sup> On supposera dans tout le chapitre que les fonction utilisées sont de classe  $C^1$ .

(H<sub>3</sub>) Il existe  $(s^*, x_1^*, \dots, x_n^*) \in ]0, +\infty[^{n+1}$  tel que

$$f(s^*) = \sum_{i=1}^n d_i x_i^*$$

et, pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,

$$\mu_i(s^*)\theta_i(x_i^*) = d_i.$$

(H<sub>4</sub>) Les fonctions  $s \mapsto \mu_i(s)$  sont bornées, nulles en zéro, strictement croissantes et  $\mu_i'(0) > 0$ . De plus, il existe une fonction positive et continue  $\Omega$  et des constantes positives  $c_i$  telles que, pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,

$$\Omega(s) := \begin{cases} c_i \frac{s}{\mu_i(s)} \frac{\mu_i(s) - \mu_i(s^*)}{s - s^*} & \text{si } s \neq s^*, \\ c_i \frac{s^*}{\mu_i(s^*)} \mu_i'(s^*) & \text{si } s = s^*, \\ c_i \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i'(0)s^*} & \text{si } s = 0. \end{cases}$$

## 1.2 Etude du modèle

Dans ce paragraphe on établit l'existence d'un point d'équilibre positif, on détermine un domaine positivement invariant pour le système (1.1) et on termine par la preuve du théorème principal qui donne la stabilité de ce point d'équilibre.

### 1.2.1 Lemmes préliminaires

**Lemme 1.2.1** *Supposons que le système (1.1) satisfait les hypothèses (H<sub>1</sub>)-(H<sub>4</sub>). Alors le point  $E = (s^*, x_1^*, \dots, x_n^*)$  est un point d'équilibre positif.*

**Preuve :** A l'équilibre, il faut que les  $(n + 1)$  équations

$$\begin{cases} 0 = f(s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)\theta_i(x_i)x_i, \\ 0 = [\mu_i(s)\theta_i(x_i) - d_i]x_i, \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n)$$

soient satisfaites. Dans le cas où les espèces sont présentes, cela implique que tous les  $x_i$  sont non nuls et donc que les  $n$  équations :

$$0 = \mu_i(s)\theta_i(x_i) - d_i \quad (i = 1, \dots, n)$$

sont satisfaites. De l'hypothèse  $(H_3)$ , on déduit naturellement que  $E$  est un point d'équilibre positif du système (1.1).

Introduisons alors l'hypothèse suivante :

$(H_5)$  La fonction

$$\Gamma(s) := \begin{cases} -\frac{f(s)-f(s^*)+\sum_{i=1}^n[\mu_i(s^*)-\mu_i(s)]\theta_i(x_i^*)x_i^*}{s-s^*} & \text{si } s \neq s^*, \\ -f'(s^*) + \sum_{i=1}^n \mu'_i(s^*)\theta_i(x_i^*)x_i^* & \text{si } s = s^*, \end{cases}$$

est strictement positive.

**Lemme 1.2.2** Les domaines  $D_f = [0, +\infty[^{n+1}$  et  $D_f^0 = ]0, +\infty[^{n+1}$  sont positivement invariants.

**Preuve :** Les plans  $x_i = 0$  sont clairement positivement invariants. De plus, en  $s = 0$ , chaque fonction  $\mu_i$  est nulle et par l'hypothèse  $(H_1)$ , on a  $\dot{s} = f(0) \geq 0$ . Ainsi, si  $\phi(t)$  est une trajectoire de (1.1) telle que  $\phi(0) \in \partial D_f$ , cette trajectoire peut soit rester sur le bord soit rentrer dans l'intérieur du cône positif, ce qui dit que  $D_f$  est positivement invariant. De plus, si  $\phi(t)$  est telle que  $\phi(0) \in D_f^0$  alors cette trajectoire ne peut pas quitter  $D_f^0$ . Ce dernier est aussi positivement invariant.

### 1.2.2 Résultat principal

Nous rappelons ici le théorème de Lyapunov pour la stabilité asymptotique globale d'un équilibre. Pour plus de détails sur la notion de stabilité, notamment la stabilité exponentielle, le lecteur est invité à consulter H.Khalil [10], F.Mazenc [9], V.Arnold [13].

Considérons un système différentiel de la forme

$$\frac{dx}{dt} = F(x) \tag{1.2}$$

où  $F$  est de classe  $C^1$  sur un ouvert de  $\mathbb{R}^N$ . Soit  $G_c$  un ensemble fermé et positivement invariant pour le système (1.2) et supposons que l'origine est un point d'équilibre de (1.2) dans  $G_c$ . On dit que la fonction  $V$  définie sur un sous-ensemble  $G$  de  $G_c$  contenant 0 est une fonction de Lyapunov pour le système (1.2) si :

1.  $V$  définie positive et de classe  $C^1$  dans  $G$ .
2. Pour tout  $\bar{x} \in \overline{G}$ , la fermeture de  $G$ , la limite  $\lim_{\substack{x \rightarrow \bar{x} \\ x \in G}} V(x)$  existe dans  $\mathbb{R}^N \cup \{+\infty\}$ .
3.  $\frac{\partial V}{\partial x}(x)F(x) \leq 0$  sur  $G$ .

$V$  est appelée *une fonction Lyapunov stricte* pour (1.2) si, de plus :

4.  $\frac{\partial V}{\partial x}(x)F(x) < 0$  pour tout  $x \in G \setminus \{0\}$ .

De plus,  $V$  est dit propre si :

5. Pour chaque  $x_b \in \partial G$ , le bord de  $G$ ,

$$\lim_{\substack{x \rightarrow x_b \\ x \in G}} V(x) = +\infty.$$

**Théorème 1.2.1** *Si  $V$  est une fonction de Lyapunov stricte et propre pour le système (1.2) alors l'origine est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable.*

Nous pouvons énoncer le résultat principal de ce chapitre.

**Théorème 1.2.2** *Supposons que le système (1.1) satisfait les hypothèses  $(H_1) - (H_5)$ . Alors le point d'équilibre positif  $E = (s^*, x_1^*, \dots, x_n^*)$  est globalement asymptotiquement et localement exponentiellement stable pour le système (1.1) sur  $D_f^0 = ]0, +\infty[^{n+1}$ .*

La preuve est donnée en plusieurs étapes dans le sous-paragraphe suivant.

### 1.2.3 Preuve du théorème

• *Construction d'une fonction de Lyapunov :*

On utilise les variables  $\tilde{s} = s - s^*$ ,  $\tilde{x}_i = x_i - x_i^*$ . Du lemme 1.2.1, on déduit que

$$\begin{cases} \dot{\tilde{s}} &= f(s) - f(s^*) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)\theta_i(x_i)x_i + \sum_{i=1}^n \mu_i(s^*)\theta_i(x_i^*)x_i^*, \\ \dot{\tilde{x}}_i &= [\mu_i(s)\theta_i(x_i) - \mu_i(s^*)\theta_i(x_i^*)]x_i. \quad (i = 1, \dots, n) \end{cases} \quad (1.3)$$

De la définition de  $\Gamma$  dans  $(H_5)$  et de l'égalité

$$\mu_i(s)\theta_i(x_i) - \mu_i(s^*)\theta_i(x_i^*) = \mu_i(s^*)[\theta_i(x_i) - \theta_i(x_i^*)] + [\mu_i(s) - \mu_i(s^*)]\theta_i(x_i),$$

il s'ensuit que

$$\begin{cases} \frac{\dot{\tilde{s}}}{\tilde{s}} &= \frac{f(s) - f(s^*) + \sum_{i=1}^n [\mu_i(s^*) - \mu_i(s)]\theta_i(x_i^*)x_i^*}{s - s^*} \frac{\tilde{s}}{s} + \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s)}{s} [\theta_i(x_i^*)x_i^* - \theta_i(x_i)x_i], \\ \frac{\dot{\tilde{x}}_i}{\tilde{x}_i} &= \mu_i(s^*)[\theta_i(x_i) - \theta_i(x_i^*)] + [\mu_i(s) - \mu_i(s^*)]\theta_i(x_i) \quad (i = 1, \dots, n). \end{cases} \quad (1.4)$$

Pour simplifier le système, nous adoptons les notations suivantes :

$$\alpha_i(x_i) = -\mu_i(s^*) \frac{\theta_i(x_i) - \theta_i(x_i^*)}{x_i - x_i^*}, \quad \beta_i(x_i) = \frac{\theta_i(x_i)x_i - \theta_i(x_i^*)x_i^*}{x_i - x_i^*}.$$

L'hypothèse  $(H_2)$  assure que les fonctions  $\alpha_i$  et  $\beta_i$  sont strictement positives. Le système (1.4) se réécrit :

$$\begin{cases} \dot{\tilde{s}} = -\frac{\Gamma(s)}{s} \tilde{s} - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s)}{s} \beta_i(x_i) \tilde{x}_i, \\ \dot{\tilde{x}}_i = -\alpha_i(x_i) \tilde{x}_i + [\mu_i(s) - \mu_i(s^*)] \theta_i(x_i). \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n) \quad (1.5)$$

On observe que le système (1.5) est équivalent à

$$\begin{cases} \dot{\tilde{s}} = -\frac{\Gamma(s)}{s} \tilde{s} - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s)}{s} \beta_i(x_i) \tilde{x}_i, \\ \dot{\tilde{x}}_i = -\alpha_i(x_i) \tilde{x}_i + \left[ \frac{\mu_i(s) - \mu_i(s^*)}{s - s^*} \right] \theta_i(x_i) \tilde{s}, \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n)$$

les fonctions  $\Gamma, \mu_i, \alpha_i$  et  $\beta_i$  étant strictement positives sur  $]0, +\infty[$ . Or les fonctions  $\mu_i$  étant strictement croissantes sur  $]0, +\infty[$ , on peut voir que

$$\begin{cases} -\frac{\Gamma(s)}{s} \tilde{s} - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s)}{s} \beta_i(x_i) \tilde{x}_i = 0, \\ -\alpha_i(x_i) \tilde{x}_i + \left[ \frac{\mu_i(s) - \mu_i(s^*)}{s - s^*} \right] \theta_i(x_i) \tilde{s} = 0, \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n)$$

si est seulement si  $(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = (0, 0, \dots, 0)$ . Le seul point d'équilibre de ce système est l'origine. Ensuite, de l'hypothèse  $(H_4)$ , le système (1.5) s'écrit

$$\begin{cases} \Omega(s) \tilde{s} \dot{\tilde{s}} = -\frac{\Omega(s)\Gamma(s)}{s} \tilde{s}^2 - \sum_{i=1}^n c_i [\mu_i(s) - \mu_i(s^*)] \beta_i(x_i) \tilde{x}_i, \\ c_i \frac{\beta_i(x_i)}{\theta_i(x_i)} \tilde{x}_i \dot{\tilde{x}}_i = -c_i \frac{\alpha_i(x_i) \beta_i(x_i)}{\theta_i(x_i)} \tilde{x}_i^2 + c_i [\mu_i(s) - \mu_i(s^*)] \beta_i(x_i) \tilde{x}_i. \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n)$$

Ces égalités nous conduisent à considérer la fonction

$$V(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = \int_0^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl + \sum_{i=1}^n c_i \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(l + x_i^*)}{\theta_i(l + x_i^*)(l + x_i^*)} l dl$$

définie dans  $D_t = ]-s^*, +\infty[ \times ]-x_1^*, +\infty[ \times \dots \times ]-x_n^*, +\infty[$ . La dérivée le long des trajectoires du système (1.3) est

$$\dot{V}(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = \frac{\partial V}{\partial \tilde{s}} \dot{\tilde{s}} + \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial \tilde{x}_i} \dot{\tilde{x}}_i = -W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) \quad (1.6)$$

avec

$$W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = \frac{\Omega(s)\Gamma(s)}{s} \tilde{s}^2 + \sum_{i=1}^n c_i \frac{\alpha_i(x_i) \beta_i(x_i)}{\theta_i(x_i)} \tilde{x}_i^2.$$

• *Stabilité asymptotique :*

**Lemme 1.2.3** *V est une fonction de Lyapunov stricte pour le système (1.3).*

**Preuve :** *V* est définie positive sur  $D_t = ] - s^*, +\infty[ \times ] - x_1^*, +\infty[ \times \dots \times ] - x_n^*, +\infty[$  car les constantes  $c_i$  et  $\Omega, \beta_i, \theta_i$  sont strictement positives. De plus,  $W(0, 0, \dots, 0) = 0$  et  $W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) > 0$  si  $(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) \neq (0, 0, \dots, 0)$ . La fonction  $W$  est donc définie positive. De (1.6), on déduit que  $V$  est une fonction de Lyapunov stricte.

Le lemme précédent montre donc que l'origine de (1.3) est asymptotiquement stable.

**Lemme 1.2.4** *La fonction V est propre dans  $D_t$ .*

**Preuve :** Il s'agit de montrer que  $V(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n)$  tend vers l'infini lorsque  $(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n)$  tend vers le bord  $\partial D_t$ . Montrons d'abord que pour tout  $s \geq 2s^*$

$$\Omega(s) \geq \kappa > 0 \tag{1.7}$$

avec

$$\kappa = c_i \left( 1 - \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(2s^*)} \right).$$

Pour cela, observons que

$$\Omega(s) = c_i \frac{s}{s - s^*} \left( 1 - \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(s)} \right).$$

Puisque  $\mu_i$  est strictement croissante, pour tout  $s \geq 2s^*$  et  $s \neq 0$  on a

$$\frac{\mu_i(2s^*)}{\mu_i(s)} \leq 1 \Rightarrow \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(s)} \leq \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(2s^*)}.$$

Or

$$1 - \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(s)} \geq 1 - \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(2s^*)} > 0.$$

D'autre part,

$$s - s^* < s \Rightarrow \frac{s}{s - s^*} > 1$$

et les constantes  $c_i$  sont strictement positives, donc

$$c_i \frac{s}{s - s^*} \left( 1 - \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(s)} \right) \geq c_i \left( 1 - \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i(2s^*)} \right).$$

Maintenant, on a

$$\int_0^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl = \int_0^{s^*} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl + \int_{s^*}^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl.$$

De (1.7), on peut dire que

$$\int_{s^*}^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl \geq \kappa \int_{s^*}^{\tilde{s}} \frac{l}{l + s^*} dl \geq \kappa \int_{s^*}^{\tilde{s}} \frac{l}{\tilde{s} + s^*} dl$$

et

$$\lim_{\tilde{s} \rightarrow +\infty} \kappa \int_{s^*}^{\tilde{s}} \frac{l}{\tilde{s} + s^*} dl = \lim_{\tilde{s} \rightarrow +\infty} \frac{\kappa(\tilde{s} - s^*)}{2} = +\infty$$

donc

$$\lim_{\tilde{s} \rightarrow +\infty} \int_0^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl = +\infty. \quad (1.8)$$

Puisque la fonction  $\Omega(s)$  est strictement positive et continue dans  $[0, s^*]$ , il existe  $\xi > 0$  tel que  $\Omega(s) \geq \xi$ . On a

$$\int_0^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl \geq \xi \int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l + s^*} dl.$$

D'autre part, on obtient

$$\lim_{\tilde{s} \rightarrow -s^*} \int_0^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl \geq \lim_{\tilde{s} \rightarrow -s^*} \xi \int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l + s^*} dl = +\infty$$

donc

$$\lim_{\tilde{s} \rightarrow -s^*} \int_0^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl = +\infty. \quad (1.9)$$

Observons à présent que

$$\frac{\beta_i(x_i)}{\theta_i(x_i)} = \frac{\theta_i(x_i)x_i - \theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(x_i)(x_i - x_i^*)} = \frac{1 - \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(x_i)x_i}}{1 - \frac{x_i^*}{x_i}}.$$

Selon l'hypothèse  $(H_2)$ ,  $\theta_i(x_i)x_i$  est strictement croissante. On déduit que pour tout  $x_i \geq 2x_i^*$  et  $x_i \neq 0$

$$\frac{\theta_i(2x_i^*)2x_i^*}{\theta_i(x_i)x_i} \leq 1 \Rightarrow \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(x_i)x_i} \leq \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(2x_i^*)2x_i^*}.$$

Or

$$1 - \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(x_i)x_i} \geq 1 - \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(2x_i^*)2x_i^*} > 0.$$

D'autre part,

$$x_i - x_i^* < x_i \Rightarrow 1 - \frac{x_i^*}{x_i} < 1$$



donc

$$\frac{1 - \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(x_i)x_i}}{1 - \frac{x_i^*}{x_i}} \geq 1 - \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(2x_i^*)2x_i^*} > 0. \quad (1.10)$$

Pour simplifier, notons par

$$\kappa_i = 1 - \frac{\theta_i(x_i^*)x_i^*}{\theta_i(2x_i^*)2x_i^*}.$$

On a

$$\int_0^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl = \int_0^{x_i^*} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl + \int_{x_i^*}^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl.$$

De (1.10), on peut dire que

$$\int_{x_i^*}^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl \geq \kappa_i \int_{x_i^*}^{\tilde{x}_i} \frac{l}{l + x_i^*} dl \geq \kappa_i \int_{x_i^*}^{\tilde{x}_i} \frac{l}{x_i^* + \tilde{x}_i} = \kappa_i \frac{\tilde{x}_i - x_i^*}{2}$$

et

$$\lim_{\tilde{x}_i \rightarrow +\infty} \kappa_i \frac{\tilde{x}_i - x_i^*}{2} = +\infty$$

donc

$$\lim_{\tilde{x}_i \rightarrow +\infty} \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl = +\infty. \quad (1.11)$$

Puisque les fonctions  $\beta_i(x_i)$ ,  $\theta_i(x_i)$  sont strictement positives et continues dans  $[0, x_i^*]$ , on peut dire que pour tout  $i = 1, \dots, n$ , il existe  $\xi_i > 0$  tel que  $\frac{\beta_i(x_i)}{\theta_i(x_i)} \geq \xi_i$ . Alors

$$\int_0^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl \geq \xi_i \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{l}{l + x_i^*} dl$$

et la limite

$$\lim_{\tilde{x}_i \rightarrow -x_i^*} \xi_i \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{l}{l + x_i^*} dl = +\infty.$$

Par conséquent

$$\lim_{\tilde{x}_i \rightarrow -x_i^*} \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl = +\infty. \quad (1.12)$$

Enfin, à partir de (1.8), (1.9), (1.11), (1.12) on conclut que  $V$  est propre dans  $D_t$ .

Le résultat précédent, en combinaison avec le lemme 1.2.3, assure que l'origine est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable du système (1.3).

• *Stabilité exponentielle :*

La stabilité locale exponentielle de l'origine du système (1.3) peut être prouvée en vérifiant que la fonction  $V$  est encadrée par des fonctions quadratiques définies positives et la fonction  $W$  est minorée par une fonction quadratique définie positive sur un voisinage de l'origine (voir H.Khalil [10]. Page 154). On aura besoin du lemme suivant :

**Lemme 1.2.5** (voir [9]) *Pour tout  $A \in ]-1, +\infty[$  l'inégalité*

$$A - \ln(1 + A) \geq \frac{A}{2(1 + |A|)}$$

*est satisfaite.*

Soit la fonction différentiable

$$V(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = v_1(\tilde{s}) + v_2(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n)$$

définie pour  $|\tilde{s}| \leq \frac{s^*}{2}$  et  $|\tilde{x}_i| \leq \frac{x_i^*}{2}$  par

$$v_1(\tilde{s}) = \int_0^{\tilde{s}} \Omega(l + s^*) \frac{l}{l + s^*} dl \quad \text{et} \quad v_2(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = \sum_{i=1}^n c_i \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(x_i^* + l)}{\theta_i(x_i^* + l)(l + x_i^*)} l dl.$$

Par la continuité de  $\Omega(\tilde{s} + s^*)$  sur le compact  $[\frac{s^*}{2}, \frac{3s^*}{2}]$ , il existe des constantes  $\bar{\sigma}$  et  $\sigma$  strictement positives telles que

$$\bar{\sigma} \int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l + s^*} dl \leq v_1(\tilde{s}) \leq \sigma \int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l + s^*} dl.$$

De plus, en utilisant le développement de Taylor-McLaurin de  $\ln(1 + \frac{\tilde{s}}{s^*})$  et après des calculs directs on obtient

$$\int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l + s^*} dl = \tilde{s} - s^* \ln\left(1 + \frac{\tilde{s}}{s^*}\right) \leq \frac{\tilde{s}^2}{s^*}.$$

Ensuite, du lemme 1.2.5 (on prend  $A = \frac{\tilde{s}}{s^*}$ ),

$$\tilde{s} - s^* \ln\left(1 + \frac{\tilde{s}}{s^*}\right) \geq \frac{\tilde{s}^2}{2(s^* + |\tilde{s}|)}.$$

Or

$$2(s^* + |\tilde{s}|) \leq 3s^* \Rightarrow \frac{1}{2(s^* + |\tilde{s}|)} \geq \frac{1}{3s^*}$$

donc

$$\int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l + s^*} dl \geq \frac{\tilde{s}^2}{3s^*}.$$

On en déduit que

$$\bar{\sigma}^* \tilde{s}^2 = \bar{\sigma} \frac{\tilde{s}^2}{3s^*} \leq v_1(\tilde{s}) \leq \sigma \frac{\tilde{s}^2}{s^*} = \sigma^* \tilde{s}^2.$$

A présent, pour tout  $|\tilde{x}_i| \leq \frac{x_i^*}{2}$ , les fonctions  $\beta_i$  et  $\theta_i$  sont continues. Alors, pour tout  $i = 1, \dots, n$ , il existe des constantes  $\bar{\sigma}_i$  et  $\sigma_i$  strictement positives telles que

$$\bar{\sigma}_i \leq \frac{\beta_i(\tilde{x}_i + x_i^*)}{\theta_i(\tilde{x}_i + x_i^*)} \leq \sigma_i.$$

On peut déduire que pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,

$$\bar{\sigma}_i \frac{\tilde{x}_i^2}{3x_i^*} \leq \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{\beta_i(l + x_i^*)}{\theta_i(l + x_i^*)(l + x_i^*)} l dl \leq \sigma_i \frac{\tilde{x}_i^2}{x_i^*}.$$

Par conséquent,

$$\sum_{i=1}^n c_i \bar{\sigma}_i \frac{\tilde{x}_i^2}{3x_i^*} \leq v_2(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) \leq \sum_{i=1}^n c_i \sigma_i \frac{\tilde{x}_i^2}{x_i^*}$$

ou

$$\sum_{i=1}^n \bar{\sigma}_i^* \tilde{x}_i^2 \leq v_2(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) \leq \sum_{i=1}^n \sigma_i^* \tilde{x}_i^2.$$

On obtient alors

$$\bar{\sigma}^* \tilde{s}^2 + \sum_{i=1}^n \bar{\sigma}_i^* \tilde{x}_i^2 \leq V(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) \leq \sigma^* \tilde{s}^2 + \sum_{i=1}^n \sigma_i^* \tilde{x}_i^2.$$

D'autre part, on sait que

$$\dot{V}(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = -W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n)$$

avec

$$W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = \frac{\Omega(s)\Gamma(s)}{s} \tilde{s}^2 + \sum_{i=1}^n c_i \frac{\alpha_i(x_i)\beta_i(x_i)}{\theta_i(x_i)} \tilde{x}_i^2$$

Par la continuité des fonctions  $\Gamma, \Omega$  dans le compact  $[\frac{s^*}{2}, \frac{3s^*}{2}]$  et les fonctions  $\alpha_i, \beta_i, \theta_i$  dans  $[\frac{x_i^*}{2}, \frac{3x_i^*}{2}]$ , la fonction  $W$  peut être minorée par une fonction quadratique définie positive sous la forme suivante :

$$W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) \geq \eta \tilde{s}^2 + \sum_{i=1}^n \eta_i \tilde{x}_i^2$$

avec  $\eta > 0$  et pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,  $\eta_i > 0$ . Donc

$$\dot{V}(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) \leq -\eta \tilde{s}^2 - \sum_{i=1}^n \eta_i \tilde{x}_i^2 < 0$$

Le théorème 1.2.2 est démontré.

### 1.3 Cas particuliers

Dans ce paragraphe, nous présentons des exemples de fonctions qui satisfont les hypothèses  $(H_2)$  et  $(H_4)$ .

#### 1.3.1 Exemples de fonctions $\mu_i$

**Lemme 1.3.1** Prenons  $n$  fonctions linéaires

$$\mu_i(s) = K_i s.$$

avec  $K_i > 0$ . Ces fonctions satisfont l'hypothèse  $(H_4)$  avec  $\Omega(s) = 1$  et pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,  $c_i = 1$ .

La preuve est évidente.

**Lemme 1.3.2** Soit les  $n$  fonctions

$$\mu_i(s) = \frac{K_i A(s)}{L_i B(s) + A(s)}$$

où  $K_i > 0$ ,  $L_i > 0$ ,  $A$  est strictement croissante,  $A(0) = 0$ ,  $A'(0) > 0$  et  $B$  est strictement positive et croissante. Alors les  $\mu_i$  satisfont l'hypothèse  $(H_4)$  avec

$$\Omega(s) = \frac{s}{A(s)} \frac{A(s)B(s^*) - A(s^*)B(s)}{s - s^*} \quad \text{si } s \neq s^*,$$

$$\Omega(0) = \frac{A(s^*)B(0)}{A'(0)s^*}, \quad \Omega(s^*) = \frac{s^*}{A(s^*)} [A'(s^*)B(s^*) - A(s^*)B'(s^*)]$$

et pour tout  $i=1, \dots, n$ ,  $c_i = \frac{L_i B(s^*) + A(s^*)}{L_i}$ .

**Preuve :** Les fonctions  $\mu_i$  satisfont l'hypothèse  $(H_4)$  car

- $\mu_i(s) \leq \frac{K_i A(s)}{A(s)} = K_i$ . Donc les  $\mu_i$  sont bornées.
- $\mu_i(0) = \frac{K_i A(0)}{L_i B(0) + A(0)} = 0$ .
- Pour tout  $s \neq 0$

$$\mu_i'(s) = \frac{K_i L_i [A'(s)B(s) - A(s)B'(s)]}{[L_i B(s) + A(s)]^2}$$

et elles sont strictement positives si

$$A'(s)B(s) - A(s)B'(s) > 0.$$

A présent, d'après le calcul suivant

$$\begin{aligned}
\frac{s}{\mu_i(s)} \frac{\mu_i(s) - \mu_i(s^*)}{s - s^*} &= s \frac{L_i B(s) + A(s)}{K_i A(s)} \frac{1}{s - s^*} \left[ \frac{K_i A(s)}{L_i B(s) + A(s)} - \frac{K_i A(s^*)}{L_i B(s^*) + A(s^*)} \right] \\
&= \frac{s}{A(s)} \frac{1}{s - s^*} \left[ \frac{A(s)(L_i B(s^*) + A(s^*))}{L_i B(s^*) + A(s^*)} - \frac{A(s^*)(L_i B(s) + A(s))}{L_i B(s^*) + A(s^*)} \right] \\
&= \frac{s}{A(s)} \frac{1}{s - s^*} \left[ \frac{A(s)(L_i B(s^*) + A(s^*)) - A(s^*)(L_i B(s) + A(s))}{L_i B(s^*) + A(s^*)} \right] \\
&= \frac{L_i}{L_i B(s^*) + A(s^*)} \frac{s}{A(s)} \frac{A(s)B(s^*) - A(s^*)B(s)}{s - s^*}
\end{aligned}$$

et puisque  $A$  est strictement croissante,  $A(0) = 0$ ,  $A'(0) > 0$  et  $B$  est strictement positive et croissante, il s'ensuit que la fonction

$$\Omega(s) = \frac{s}{A(s)} \frac{A(s)B(s^*) - A(s^*)B(s)}{s - s^*}$$

est bien définie et positive dans  $[0, +\infty[$ . De plus,

$$\begin{aligned}
\Omega(0) &= c_i \frac{\mu_i(s^*)}{\mu_i'(0)s^*} \\
&= \frac{L_i B(s^*) + A(s^*)}{L_i} \frac{[L_i B(0)]^2}{K_i L_i A'(0) B(0)} \frac{K_i A(s^*)}{s^* [L_i B(s^*) + A(s^*)]} \\
&= \frac{B(0)A(s^*)}{A'(0)s^*}
\end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}
\Omega(s^*) &= c_i \frac{s^*}{\mu_i(s^*)} \mu_i'(s^*) \\
&= \frac{L_i B(s^*) + A(s^*)}{L_i} \frac{s^* [L_i B(s^*) + A(s^*)]}{K_i A(s^*)} \frac{L_i K_i [A'(s^*)B(s^*) - A(s^*)B'(s^*)]}{[L_i B(s^*) + A(s^*)]^2} \\
&= \frac{s^*}{A(s^*)} [A'(s^*)B(s^*) - A(s^*)B'(s^*)]
\end{aligned}$$

**Remarque 1.1** Lorsque  $A(s) = s$  et  $B(s)=1$ , les fonctions  $\mu_i$  du lemme 1.3.2 appartiennent à la famille des fonctions Monod et la fonction correspondante  $\Omega$  et les constantes  $c_i$  sont  $\Omega(s) = 1$ ,  $c_i = \frac{L_i + s^*}{L_i}$ .

### 1.3.2 Exemple de fonctions $\theta_i$

**Lemme 1.3.3** *Considérons la famille de fonctions suivante*

$$\theta(x) = \frac{a}{(a+x)^\nu}, \quad x \geq 0$$

avec  $a > 0$  et  $\nu \in ]0, 1]$ . Alors cette fonction est strictement positive, strictement décroissante et  $x\theta(x)$  est strictement croissante.

**Preuve :** On vérifie que  $\theta$  est positive avec une dérivée négative. Par ailleurs,

$$\frac{d[\theta(x)x]}{dx} = a \frac{(a+x)^\nu - \nu x(a+x)^{\nu-1}}{(a+x)^{2\nu}} = a \frac{a + (1-\nu)x}{(a+x)^{\nu+1}} > 0$$

et donc  $x\theta(x)$  est strictement croissante.

## 1.4 Applications

On considère le modèle (1.1) où on prend comme taux de croissance les fonctions  $h_i(s, x_i) = \mu_i(s)\theta_i(x_i)$  telle que les  $\mu_i$  sont de type Monod (ou Michaelis-Menten) c'est-à-dire

$$\mu_i(s) = \frac{m_i s}{a_i + s}$$

où  $m_i$  désigne le taux de croissance maximal,  $a_i$  est la constante de Monod et pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,

$$\theta_i(x_i) = \frac{1}{1 + x_i}.$$

• **Exemple 1 :** (voir [6])

Le premier exemple est un modèle de deux espèces avec une fonction de croissance du substrat  $f(s)$  constante positive. Ce système est de la forme :

$$\begin{cases} \dot{s} &= \frac{7}{6} - \frac{s}{1+s} \frac{x_1}{1+x_1} - \frac{4s}{2+s} \frac{x_2}{1+x_2}, \\ \dot{x}_1 &= \left[ \frac{s}{1+s} \frac{x_1}{1+x_1} - \frac{1}{2} \right] x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left[ \frac{4s}{2+s} \frac{x_2}{1+x_2} - 1 \right] x_2. \end{cases} \quad (1.13)$$

Des calculs directs montrent que le système admet un seul point d'équilibre positif donné par  $E = (2, \frac{1}{3}, 1)$ . On sait que  $\mu_1$  et  $\mu_2$  sont des fonctions de type Monod, d'après la

remarque 1.1 on peut choisir  $\Omega(s) = 1$ ,  $c_1 = 3$  et  $c_2 = 2$ . De plus, dans ce cas,

$$\Gamma(s) = -\frac{\frac{7}{6} - \frac{7}{6} + [\frac{2}{3} - \frac{s}{1+s}]^{\frac{1}{3}} + [2 + \frac{4s}{2+s}]^{\frac{1}{2}}}{s-2} = \frac{1}{12(1+s)} + \frac{1}{2+s}$$

est strictement positive. Les hypothèses de théorème sont donc toute vérifiées, c'est-à-dire  $E$  est globalement asymptotiquement et localement exponentiellement stable.

A titre indicatif, on reprend ci-après les calculs qui assurent cette propriété. Avec Les variables  $\tilde{s} = s - 2$ ,  $\tilde{x}_1 = x_1 - \frac{1}{3}$ ,  $\tilde{x}_2 = x_2 - 1$  et les fonctions  $\alpha_i$  et  $\beta_i$  qui sont données par

$$\begin{aligned} \alpha_1(x_1) &= \frac{1}{2(1+x_1)}, & \beta_1(x_1) &= \frac{3}{4(1+x_1)}, \\ \alpha_2(x_2) &= \frac{1}{1+x_2}, & \beta_2(x_2) &= \frac{1}{2(1+x_2)}. \end{aligned}$$

Le système (1.13) s'écrit

$$\begin{cases} \frac{\dot{\tilde{s}}}{\tilde{s}} &= -[\frac{1}{12(1+s)} + \frac{1}{2+s}] \frac{\tilde{s}}{s} - \frac{3}{4} \frac{1}{1+s} \frac{1}{1+x_1} \tilde{x}_1 - \frac{2}{2+s} \frac{1}{1+x_2} \tilde{x}_2, \\ \frac{\dot{\tilde{x}}_1}{x_1} &= -\frac{1}{2(1+x_1)} \tilde{x}_1 + [\frac{s}{1+s} - \frac{2}{3}] \frac{1}{1+x_1}, \\ \frac{\dot{\tilde{x}}_2}{x_2} &= -\frac{1}{1+x_2} \tilde{x}_2 + [\frac{4s}{2+s} - 2] \frac{1}{1+x_2}. \end{cases} \quad (1.14)$$

Considérons alors la fonction

$$\begin{aligned} V(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \tilde{x}_2) &= \int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l+s^*} dl + c_1 \int_0^{\tilde{x}_1} \frac{\beta_1(x_1^* + l)}{\theta_1(x_1^* + l)(x_1^* + l)} l dl + c_2 \int_0^{\tilde{x}_2} \frac{\beta_2(x_2^* + l)}{\theta_2(x_2^* + l)(x_2^* + l)} l dl \\ &= \tilde{s} - s^* \ln(1 + \frac{\tilde{s}}{s}) + \frac{9}{4} [\tilde{x}_1 - x_1^* \ln(1 + \frac{\tilde{x}_1}{x_1^*})] + \tilde{x}_2 - x_2^* \ln(1 + \frac{\tilde{x}_2}{x_2^*}) \end{aligned}$$

définie dans  $D_t = ]-2, +\infty[ \times ]-\frac{1}{3}, +\infty[ \times ]-1, +\infty[$ . La dérivée le long des trajectoires du système (1.14) est

$$\dot{V} = -W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \tilde{x}_2)$$

avec

$$W(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \tilde{x}_2) = \left( \frac{1}{12(1+s)} + \frac{1}{2+s} \right) \frac{\tilde{s}^2}{s} + \frac{9}{8(1+x_1)} \tilde{x}_1^2 + \frac{1}{1+x_2} \tilde{x}_2^2.$$

Par l'application du lemme 1.2.3, on conclut que l'origine est asymptotiquement stable. Pour prouver la stabilité globale, il reste à vérifier que  $V$  est propre. Pour cela, on voit que la preuve du lemme 1.2.4 et donc :

$$\lim_{\tilde{s} \rightarrow +\infty} \int_0^{\tilde{s}} \frac{l}{l+s^*} dl = \lim_{\tilde{s} \rightarrow +\infty} [\tilde{s} - s^* \ln(1 + \frac{\tilde{s}}{s^*})] = +\infty, \quad \lim_{\tilde{s} \rightarrow -2} [\tilde{s} - s^* \ln(1 + \frac{\tilde{s}}{s^*})] = +\infty \quad (1.15)$$

et, pour tout  $i = 1, 2$ ,

$$\lim_{\tilde{x}_i \rightarrow +\infty} \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{l}{x_i^* + l} dl = \lim_{\tilde{x}_i \rightarrow +\infty} [\tilde{x}_i - x_i^* \ln(1 + \frac{\tilde{x}_i}{x_i^*})] = +\infty, \quad \lim_{\tilde{x}_i \rightarrow -x_i^*} [\tilde{x}_i - x_i^* \ln(1 + \frac{\tilde{x}_i}{x_i^*})] = +\infty. \quad (1.16)$$

De (1.15), (1.16) la fonction  $V$  est propre. L'origine est globalement asymptotiquement stable.

Ensuite, par le choix de  $|\tilde{s}| \leq 1$ ,  $|\tilde{x}_1| \leq \frac{1}{6}$ ,  $|\tilde{x}_2| \leq \frac{1}{2}$ , on a

$$\frac{1}{6}\tilde{s}^2 + \frac{9}{4}\tilde{x}_1^2 + \frac{1}{3}\tilde{x}_2^2 \leq V(\tilde{s}, \tilde{x}_1, \tilde{x}_2) \leq \frac{1}{2}\tilde{s}^2 + \frac{27}{4}\tilde{x}_1^2 + \tilde{x}_2^2$$

La dérivée le long des trajectoires de (1.14) satisfait l'inégalité suivante

$$\dot{V} = -W \leq -\left(\frac{5}{36}\tilde{s}^2 + \frac{27}{32}\tilde{x}_1^2 + \frac{1}{2}\tilde{x}_2^2\right).$$

L'origine est donc localement exponentiellement stable.

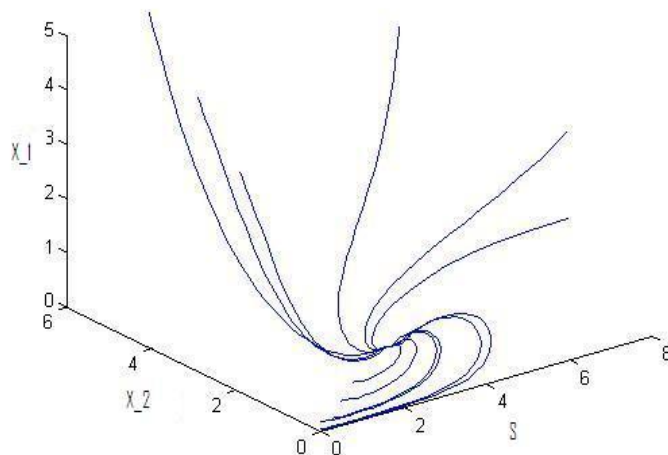


FIG. 1.1 – Convergence des trajectoires de 1.13 vers un équilibre



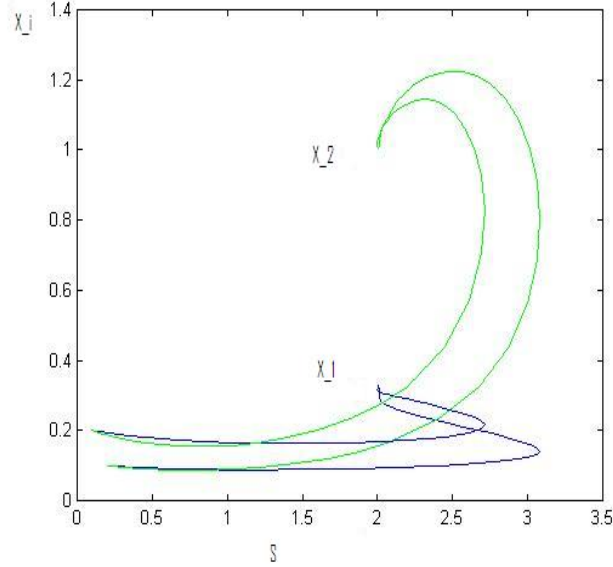


FIG. 1.2 – Equilibre stable du système 1.13

Les simulations numériques des figures 1.1 et 1.2 illustrent ce résultat. Elles ont été effectuées avec MATLAB. La figure 1.1 représente quelques trajectoires dans l'espace des plans  $(s, x_1, x_2)$  de l'exemple 1. On voit qu'elles tendent vers l'équilibre  $E = (2, \frac{1}{3}, 1)$ . La figure 1.2 est une superposition des espaces  $(s, x_1)$  et  $(s, x_2)$ .

• **Exemple 2 :** (voir [3])

Le deuxième exemple est un modèle de trois espèces avec une fonction de croissance du substrat de type logistique. Les fonctions  $f(s)$ ,  $h_i(s, x_i)$  et les constantes  $d_i$  sont définies comme suit :

$$\begin{aligned}
 f(s) &= 2s\left(1 - \frac{s}{2}\right), \\
 h_1(s, x_1) &= \frac{14}{5} \frac{s}{2+s} \frac{1}{1+x_1}, \quad d_1 = 0.3, \\
 h_2(s, x_2) &= \frac{12}{5} \frac{s}{2+s} \frac{1}{1+x_2}, \quad d_2 = 0.3, \\
 h_3(s, x_3) &= \frac{2s}{2+s} \frac{1}{1+x_3}, \quad d_3 = 0.3.
 \end{aligned} \tag{1.17}$$

Le système admet un seul point d'équilibre positif  $E = (s^*, x_1^*, x_2^*, x_3^*)$  avec

$$s^* = 0.6585, \quad x_1^* \simeq 1.3118, \quad x_2^* \simeq 0.9815, \quad x_3^* \simeq 0.6513.$$

La fonction  $\Omega$  est de la forme suivante

$$\Omega(s) = c_i \frac{2}{2 + s^*}$$

et comme les fonctions  $\mu_i$  sont de type Monod, on peut choisir  $\Omega(s) = 1$  d'après la remarque 1.1. Il en résulte que pour tout  $i = 1, 2, 3$ ,

$$c_i = \frac{2 + s^*}{2}.$$

On peut vérifier que la fonction

$$\Gamma(s) = -2 + s + s^* + \frac{1}{(2 + s)(2 + s^*)} \left[ \frac{28x_1^*}{5(1 + x_1^*)} + \frac{24x_2^*}{5(1 + x_2^*)} + \frac{4x_3^*}{(1 + x_3^*)} \right]$$

est strictement positive. Les hypothèses de théorème sont donc toute vérifiées, c'est-à-dire  $E$  est globalement asymptotiquement et localement exponentiellement stable. Ce résultat est illustré par la simulation de la figure 1.3.

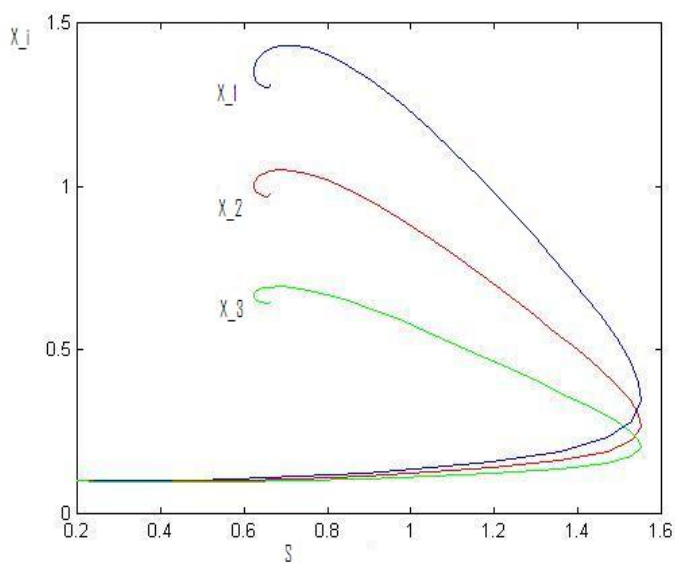


FIG. 1.3 – Equilibre stable du système 1.17



## Chapitre 2

# Persistance à l'équilibre d'un second modèle

Dans ce chapitre (voir [4]), nous proposons d'étudier la persistance à l'équilibre d'un modèle densité-dépendant à l'aide d'une autre approche que celle du chapitre précédent. Cette approche s'appuie sur un changement des coordonnées qui transforme le système considéré en un autre de la forme :

$$\dot{X} = A(X)X \quad (2.1)$$

où  $A(X)$  est telle que, pour tout vecteur  $X$ , la matrice  $A(X)$  est de Hurwitz<sup>1</sup>. Cette propriété implique la stabilité locale exponentielle de l'origine de (2.1), mais pas sa stabilité asymptotique globale. Pour assurer la globalité, nous proposons des conditions suffisantes permettant de conclure au moyen d'une fonction définie positive dont la dérivée le long des trajectoires est définie négative sur un ensemble invariant attractif.

### 2.1 Présentation du modèle

Considérons le modèle non linéaire défini dans  $\mathbb{R}^{n+1}$

$$\begin{cases} \dot{s} &= f(s) - \sum_{i=1}^n h_i(s, x_i)x_i \\ \dot{x}_i &= [h_i(s, x_i) - d_i]x_i \end{cases} \quad (i = 1, \dots, n) \quad (2.2)$$

Le modèle s'appuie sur les hypothèses suivantes :

(**A**<sub>1</sub>) La fonction  $f$  est de classe  $C^1$  dans  $[0, +\infty[$  décroissante. Il existe un nombre réel positif  $S_{max}$  telle que  $f(s) > 0$  quand  $s < S_{max}$  et  $f(s) < 0$  quand  $s > S_{max}$ .

---

<sup>1</sup> Une matrice est de Hurwitz si les parties réelles des valeurs propres sont négatives

(A<sub>2</sub>) Les fonctions  $h_i$  sont de classe  $C^2$  dans  $[0, +\infty[ \times [0, +\infty[$  et vérifient :

1. pour tout  $x_i \geq 0$ ,  $h_i(0, x_i) = 0$ ,
2. pour tout  $i = 1, \dots, n$  et pour tout  $s > 0$ , les fonctions  $h_i(s, \cdot)$  et  $\frac{\partial h_i}{\partial s}(s, \cdot)$  sont strictement positives, et la fonction  $\frac{\partial h_i}{\partial x_i}(\cdot, x_i)$  est strictement négative.

(A<sub>3</sub>) Le système  $f(s) = \sum_{i=1}^n d_i x_i$ ,  $h_i(s, x_i) = d_i$  pour tout  $i = 1, \dots, n$  admet une solution positive  $E = (s^*, x_1^*, \dots, x_n^*)$ .

## 2.2 Résultats préliminaires

Dans ce paragraphe on détermine un ensemble invariant et attractif pour le système (2.2) et on établit l'existence et l'unicité d'un point d'équilibre positif pour ce système .

**Lemme 2.2.1** Soit  $(s(t), x_1(t), \dots, x_n(t))$  une solution du système (2.2) telle que  $s(0) > 0$  et  $x_i(0) > 0$  pour tout  $i = 1, \dots, n$ . Soit  $a > 0$  alors il existe un instant  $T_a \geq 0$  et une constante positive  $X_M$  tel que pour tout  $t \geq T_a$

$$0 < s(t) \leq S_{max} + a, \quad 0 < x_i(t) \leq X_M.$$

**Preuve :** Supposons par l'absurde qu'il existe un plus petit  $t_1 > 0$  tel que  $s(t_1) = 0$  (i.e.  $\forall t_2 \in [0, t_1[$  on a  $s(t_2) \neq 0$ ). Par les hypothèses (A<sub>1</sub>) – (A<sub>2</sub>) on a

$$\frac{ds}{dt}(t_1) = f(0) > 0.$$

Or,

$$\frac{ds}{dt}(t_1) = \lim_{\substack{t \rightarrow t_1 \\ t \leq t_1}} \frac{s(t_1) - s(t)}{t_1 - t} \leq 0$$

ce qui est une contradiction. Par conséquent, il n'existe pas un tel  $t_1$ . Alors,

$$s(0) > 0 \Rightarrow s(t) > 0$$

tant que  $s(t)$  existe.

Soit la fonction

$$t \rightarrow g(t) := h_i(s(t), x_i(t)) - d_i.$$

La fonction  $t \rightarrow x_i(t)$  est une solution de l'équation différentielle :

$$\frac{dx_i}{dt} = g(t)x_i(t) \quad (i = 1, \dots, n)$$

c'est-à-dire, pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,

$$x_i(t) = x_i(0) \exp\left(\int_0^t g(t) dt\right).$$

Cette formule qui est valable tant que  $s$  existe, montre que :

$$x_i(0) > 0 \Rightarrow x_i(t) > 0$$

pour tout  $t$ .

A présent, montrons que  $s(t) \leq S_{max} + a$  pour  $t$  assez grand. On a

$$\frac{ds}{dt} = f(s(t)) - \sum_{i=1}^n h_i(s(t), x_i(t))x_i(t).$$

Le terme  $-\sum_{i=1}^n h_i(s(t), x_i(t))x_i(t)$  est négatif ou nul pour tout  $t \geq 0$ . Cela conduit à l'inégalité différentielle suivante :

$$\frac{ds}{dt} \leq f(s(t)).$$

Soit  $u(t)$  la solution de l'équation différentielle

$$\begin{cases} \dot{u}(t) &= f(u(t)), \\ u(0) &= s(0). \end{cases}$$

De  $(A_1)$ , on déduit que  $u(t) \rightarrow S_{max}$  quand  $t \rightarrow +\infty$  (ie : si  $a > 0$ ,  $\exists T_a \geq 0$  tel que  $u(t) \leq S_{max} + a \quad \forall t \geq T_a$ ). Par le lemme de comparaison (voir H. Khalil [10]), on obtient :

$$s(t) \leq u(t) \leq S_{max} + a \tag{2.3}$$

et par suite  $s(t) \leq S_{max} + a$ , pour tout  $t \geq T_a$ . Soit

$$w = s + \sum_{i=1}^n x_i.$$

On a

$$\frac{dw}{dt} = f(s) - \sum_{i=1}^n d_i x_i.$$

Posons  $\eta = \min \{d_i\}$  ( $\eta$  est strictement positif) et  $M = \max_{t \geq 0} \{f(s(t)) + \eta s(t)\}$ ; ce maximum existe d'après l'hypothèse  $(A_1)$  et l'inégalité (2.3). Par une majoration, on obtient

$$\frac{dw}{dt} \leq M - \eta w = \eta \left[ \frac{M}{\eta} - w \right].$$

Par suite,

$$w(t) \leq \frac{M}{\eta} + (w(0) - \frac{M}{\eta})e^{-\eta t}.$$

Ainsi, si  $t \geq T_a$  ( $T_a$  donné plus haut),  $w(t)$  est majorée. Or  $w(t) = s(t) + \sum_{i=1}^n x_i$  et  $s(t) \leq S_{max} + a$  si  $t \geq T_a$ , donc  $\forall t \geq T_a, \exists X_M > 0, x_i(t) \leq X_M$ .

**Lemme 2.2.2** *Le système (2.2) admet un point d'équilibre  $E = (s^*, x_1^*, \dots, x_n^*)$  positif et unique.*

La preuve de l'existence du point d'équilibre  $E$  est analogue à celle du lemme 1.2.1 du chapitre précédent. L'unicité découle de la décroissance de  $f$ .

## 2.3 Etude de stabilité

### 2.3.1 Transformation du modèle

Dans la suite, on se propose d'étudier la stabilité du point d'équilibre  $E$  du système (2.2). L'étude peut être réalisée en utilisant le changement de variables

$$\tilde{s} = s - s^*, \tilde{x}_i = x_i - x_i^* \quad (2.4)$$

et les fonctions  $\lambda, \lambda_{si}, \lambda_{xi}, \delta_{si}, \delta_{xi}, \rho_i$  qui sont définies par les égalités suivantes :

$$\begin{aligned} \lambda(s) &= -\frac{f(s) - f(s^*)}{s - s^*}, & \lambda_{si}(s) &= \frac{h_i(s, x_i^*) - h_i(s^*, x_i^*)}{s - s^*}, \\ \lambda_{xi}(s, x_i) &= -\frac{h_i(s, x_i) - h_i(s, x_i^*)}{x_i - x_i^*}, & \rho_i(s, x_i) &= -\frac{\lambda_{xi}(s^*, x_i) - \lambda_{xi}(s, x_i)}{s - s^*}, \\ \delta_{si}(s, x_i) &= \lambda_{si}(s)x_i, & \delta_{xi}(s, x_i) &= \lambda_{xi}(s, x_i)x_i, \\ \Gamma(s, x_1, \dots, x_n) &= \lambda(s) + \sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i). \end{aligned}$$

Des hypothèses  $(A_1)$  et  $(A_2)$ , on peut dire que ces fonctions sont bien définies, continues et de plus, les fonctions  $\lambda, \lambda_{si}, \lambda_{xi}$  sont strictement positives pour tous les  $x_i \geq 0$ , lorsque  $s > 0$ .

Le lemme suivant, très technique, nous permet d'écrire notre modèle sous la forme de l'équation(2.1).

**Lemme 2.3.1** *Le changement de variable (2.4) transforme le système (2.2) en*

$$\dot{\tilde{Z}} = A(\tilde{Z})\tilde{Z} \quad (2.5)$$

où  $\tilde{Z} = (\tilde{s}, \tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n)$  et

$$A(\tilde{Z}) = \begin{bmatrix} -\Gamma(s, x_1, \dots, x_n) & [\delta_{x_1}(s, x_1) - d_1] & \dots & [\delta_{x_n}(s, x_n) - d_n] \\ \delta_{s1}(s, x_1) & -\delta_{x_1}(s, x_1) & & 0 \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ \delta_{sn}(s, x_n) & 0 & \dots & -\delta_{x_n}(s, x_n) \end{bmatrix}$$

et  $\tilde{Z} \in D = ]-s^*, +\infty[ \times ]-x_1^*, +\infty[ \times \dots \times ]x_n^*, +\infty[$ .

**Preuve :** L'utilisation de l'hypothèse  $(A_3)$  permet d'écrire le système (2.2) sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \dot{s} &= f(s) - f(s^*) - \sum_{i=1}^n h_i(s, x_i)x_i + \sum_{i=1}^n h_i(s^*, x_i^*)x_i^*, \\ \dot{x}_i &= [h_i(s, x_i) - h_i(s^*, x_i^*)]x_i. \quad (i = 1, \dots, n) \end{cases} \quad (2.6)$$

La première équation du système (2.6) se réécrit :

$$\dot{s} = f(s) - f(s^*) - \sum_{i=1}^n (h_i(s, x_i) - h_i(s^*, x_i^*))x_i + \sum_{i=1}^n h_i(s^*, x_i^*)(x_i^* - x_i).$$

Par ailleurs, notons que pour tout  $i = 1, \dots, n$ ,

$$\begin{aligned} h_i(s, x_i) - h_i(s^*, x_i^*) &= (h_i(s, x_i) - h_i(s, x_i^*)) + (h_i(s, x_i^*) - h_i(s^*, x_i^*)), \\ &= \frac{h_i(s, x_i) - h_i(s, x_i^*)}{x_i - x_i^*} \tilde{x}_i + \frac{h_i(s, x_i^*) - h_i(s^*, x_i^*)}{s - s^*} \tilde{s}, \\ &= -\lambda_{xi}(s, x_i) \tilde{x}_i + \lambda_{si}(s) \tilde{s}. \end{aligned}$$

Par la définition de la fonction  $\lambda(s)$  et l'égalité précédente, nous obtenons :

$$\begin{cases} \dot{\tilde{s}} &= - \left[ \lambda(s) + \sum_{i=1}^n \lambda_{si}(s)x_i \right] \tilde{s} + \sum_{i=1}^n [\lambda_{xi}(s, x_i)x_i - h_i(s^*, x_i^*)] \tilde{x}_i, \\ \dot{\tilde{x}}_i &= -\lambda_{xi}(s, x_i)x_i \tilde{x}_i + \lambda_{si}(s)x_i \tilde{s}. \quad (i = 1, \dots, n) \end{cases}$$



Le système se réécrit :

$$\begin{cases} \dot{\tilde{s}} &= -\Gamma(s, x_1, \dots, x_n)\tilde{s} + \sum_{i=1}^n [\delta_{xi}(s, x_i) - d_i]\tilde{x}_i, \\ \dot{\tilde{x}}_i &= -\delta_{xi}(s, x_i)\tilde{x}_i + \delta_{si}(s, x_i)\tilde{s}. \quad (i = 1, \dots, n) \end{cases} \quad (2.7)$$

avec  $\tilde{s} > -s^*$ ,  $\tilde{x}_1 > -x_1^*$ , ...,  $\tilde{x}_n > -x_n^*$  ce qui implique que le système (2.2) est équivalent au système (2.7).

### 2.3.2 Stabilité locale

**Théorème 2.3.1** *Pour tout  $\tilde{Z} \in D$ , la matrice  $A(\tilde{Z})$  est de Hurwitz.*

**Preuve :** Nous allons montrer que les parties réelles des valeurs propres de la matrice  $A(\tilde{Z})$  sont strictement négatives et cela découlera du fait que  $\lambda(s)$  est strictement positive. D'après le lemme 2.3.1 la matrice  $A(\tilde{Z})$  s'écrit :

$$A(\tilde{Z}) = \begin{bmatrix} -\left[\lambda(s) + \sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i)\right] & [\delta_{x1}(s, x_1) - d_1] & \dots & [\delta_{xn}(s, x_n) - d_n] \\ \delta_{s1}(s, x_1) & -\delta_{x1}(s, x_1) & & 0 \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ \delta_{sn}(s, x_n) & 0 & \dots & -\delta_{xn}(s, x_n) \end{bmatrix}$$

Soit

$$V = (v_0, v_1, \dots, v_n)^\top$$

un vecteur propre correspondant à une valeur propre  $\mu = \alpha + i\beta$  réelle ou non. Nous supposons que  $\alpha \geq 0$  pour aboutir à une contradiction. Par définition d'un vecteur propre nous avons :

$$-[\lambda(s) + \sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i)]v_0 + \sum_{i=1}^n [\delta_{xi}(s, x_i) - d_i]v_i = (\alpha + i\beta)v_0 \quad (2.8)$$

$$\delta_{si}(s, x_i)v_0 - \delta_{xi}(s, x_i)v_i = (\alpha + i\beta)v_i \quad (2.9)$$

De (2.9), nous déduisons la propriété suivante :

- Si  $v_0 = 0$ , et comme un au moins des  $v_i$  doit être non nul, on doit avoir  $\mu = -\delta_{xi}(s, x_i)$  pour cet indice  $i$ . La valeur propre correspondant à un tel vecteur propre est donc réelle négative.
- Si  $v_0 \neq 0$ , pour tout  $i$  nous avons  $\alpha + i\beta \neq -\delta_{xi}(s, x_i)$  et donc nous pouvons exprimer les  $v_i$  en fonction de  $v_0$  :

$$v_i = \frac{\delta_{si}(s, x_i)v_0}{\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha + i\beta}$$

et de l'équation (2.8) nous tirons :

$$-\left[\lambda(s) + \sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i)\right] v_0 + \sum_{i=1}^n [\delta_{xi}(s, x_i) - d_i] \frac{\delta_{si}(s, x_i)}{\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha + i\beta} v_0 = (\alpha + i\beta) v_0.$$

Comme  $v_0$  n'est pas nul nous pouvons simplifier et il vient :

$$-\lambda(s) - \sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i) + \sum_{i=1}^n [\delta_{xi}(s, x_i) - d_i] \frac{\delta_{si}(s, x_i)}{\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha + i\beta} = (\alpha + i\beta). \quad (2.10)$$

Nous calculons la partie réelle  $R$  du premier membre de l'équation (2.10), soit :

$$R = -\lambda(s) - \sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i) + \sum_{i=1}^n [\delta_{xi}(s, x_i) - d_i] \frac{\delta_{si}(s, x_i) [\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]}{[\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]^2 + \beta^2}.$$

Puisque  $\lambda(s) > 0$  on a une première inégalité :

$$R < -\sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i) + \sum_{i=1}^n [\delta_{xi}(s, x_i) - d_i] \frac{\delta_{si}(s, x_i) [\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]}{[\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]^2 + \beta^2}.$$

Puisque  $\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha$  est positif on a une seconde inégalité :

$$R < -\sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i) + \sum_{i=1}^n \delta_{xi}(s, x_i) \frac{\delta_{si}(s, x_i) [\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]}{[\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]^2 + \beta^2}.$$

On a les majorations suivantes :

$$\frac{\delta_{si}(s, x_i) [\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]}{[\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]^2 + \beta^2} < \frac{\delta_{si}(s, x_i) [\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]}{[\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha]^2} = \frac{\delta_{si}(s, x_i)}{\delta_{xi}(s, x_i) + \alpha} \leq \frac{\delta_{si}(s, x_i)}{\delta_{xi}(s, x_i)}$$

et donc finalement :

$$R < -\sum_{i=1}^n \delta_{si}(s, x_i) + \sum_{i=1}^n \delta_{xi}(s, x_i) \frac{\delta_{si}(s, x_i)}{\delta_{xi}(s, x_i)} = 0$$

ce qui contredit  $R = \alpha \geq 0$  et achève la preuve. Par conséquent, le point d'équilibre de système (2.2) est localement exponentiellement stable.

### 2.3.3 Stabilité globale

**Théorème 2.3.2** *Si le système (2.2) satisfait l'hypothèse  $(A_1) - (A_3)$ , et pour tout  $s \geq 0$ ,*

$$\lambda(s) \geq \sup_{i \in \{1, \dots, n\}} \left[ \sup_{0 < x_i \leq X_M} \frac{n[X_M |\rho_i(s, x_i)| + |\lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i)x_i - d_i]|^2}{\lambda_{xi}(s^*, x_i)} \right],$$

alors  $E$  est globalement asymptotiquement stable.

**Preuve :** Considérons les fonctions

$$v_1(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) = \sum_{i=1}^n \int_0^{\tilde{x}_i} \frac{l}{l + x_i^*} dl = \sum_{i=1}^n \left[ \tilde{x}_i - x_i^* \ln \left( 1 + \frac{\tilde{x}_i}{x_i^*} \right) \right], \quad v_2(\tilde{s}) = \frac{1}{2} \tilde{s}^2.$$

On peut voir que la fonction

$$V(\tilde{Z}) = v_1(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n) + v_2(\tilde{s}).$$

est une fonction définie positive sur  $D$ ; on peut montrer que les dérivés de  $v_1(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_n)$  et  $v_2(\tilde{s})$  le long des trajectoires de (2.7) sont données par :

$$\begin{aligned} \dot{v}_1 &= - \sum_{i=1}^n \lambda_{xi}(s, x_i) \tilde{x}_i^2 + \sum_{i=1}^n \lambda_{si}(s) \tilde{x}_i \tilde{s}, \\ \dot{v}_2 &= - \left[ \lambda(s) + \sum_{i=1}^n \lambda_{si}(s) x_i \right] \tilde{s}^2 + \sum_{i=1}^n [\lambda_{xi}(s, x_i) x_i - d_i] \tilde{x}_i \tilde{s}. \end{aligned}$$

Donc

$$\begin{aligned} \dot{V} &= - \sum_{i=1}^n \lambda_{xi}(s, x_i) \tilde{x}_i^2 + \sum_{i=1}^n \lambda_{si}(s) \tilde{x}_i \tilde{s} - \left[ \lambda(s) + \sum_{i=1}^n \lambda_{si}(s) x_i \right] \tilde{s}^2 \\ &\quad + \sum_{i=1}^n [\lambda_{xi}(s, x_i) x_i - d_i] \tilde{x}_i \tilde{s} \\ &= - \left[ \lambda(s) + \sum_{i=1}^n \lambda_{si}(s) x_i \right] \tilde{s}^2 - \sum_{i=1}^n \lambda_{xi}(s^*, x_i) \tilde{x}_i^2 + \sum_{i=1}^n \rho_i(s, x_i) \tilde{s} \tilde{x}_i^2 \\ &\quad + \sum_{i=1}^n [\lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i) x_i - d_i] \tilde{x}_i \tilde{s}. \end{aligned}$$

On observe que pour tout  $i = 1, \dots, n$ , le terme  $(-\sum_{i=1}^n \lambda_{si}(s) x_i)$  est négatif et  $x_i \leq X_M$ .

Cela conduit à l'inégalité

$$\dot{V} \leq -\lambda(s) \tilde{s}^2 - \sum_{i=1}^n \lambda_{xi}(s^*, x_i) \tilde{x}_i^2 + \sum_{i=1}^n [\rho_i(s, x_i) X_M + \lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i) x_i - d_i] \tilde{x}_i \tilde{s}.$$

On utilise les inégalités

$$\left| \sum_{i=1}^n [\rho_i(s, x_i) X_M + \lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i) x_i - d_i] \tilde{x}_i \tilde{s} \right| \leq \sum_{i=1}^n |\rho_i(s, x_i) X_M + \lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i) x_i - d_i| \tilde{x}_i \tilde{s}$$

$$\leq \sum_{i=1}^n [X_M |\rho_i(s, x_i)| + |\lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i)x_i - d_i|] \tilde{x}_i \tilde{s}.$$

On obtient

$$\dot{V} \leq -\lambda(s) \tilde{s}^2 - \sum_{i=1}^n \lambda_{xi}(s^*, x_i) \tilde{x}_i^2 + \sum_{i=1}^n [X_M |\rho_i(s, x_i)| + |\lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i)x_i - d_i|] \tilde{x}_i \tilde{s}$$

Pour simplifier, on note

$$[X_M |\rho_i(s, x_i)| + |\lambda_{si}(s) + \lambda_{xi}(s, x_i)x_i - d_i|] = \beta_i(s, x_i)$$

et donc  $\dot{V}$  est bornée par une fonction quadratique, c'est-à-dire

$$\dot{V} \leq -\frac{1}{2} \lambda(s) \tilde{s}^2 + \sum_{i=1}^n \beta_i(s, x_i) \tilde{x}_i \tilde{s} - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \lambda_{xi}(s^*, x_i) \tilde{x}_i^2 = -\tilde{Z}^\top P \tilde{Z}$$

avec

$$P = \begin{bmatrix} \frac{1}{2} \lambda(s) & -\frac{1}{2} \beta_1(s, x_1) & \dots & -\frac{1}{2} \beta_n(s, x_n) \\ -\frac{1}{2} \beta_1(s, x_1) & \frac{1}{2} \lambda_{x1}(s^*, x_1) & 0 & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & \vdots \\ -\frac{1}{2} \beta_n(s, x_n) & 0 & \dots & \frac{1}{2} \lambda_{xn}(s^*, x_n) \end{bmatrix}$$

La matrice  $P$  est définie positive si tous ses mineurs principaux sont strictement positifs. Alors, le premier mineur principal est

$$D_1 = \frac{1}{2} \lambda(s) > 0.$$

Le second est donné par

$$D_2 = \det \begin{bmatrix} \frac{1}{2} \lambda(s) & -\frac{1}{2} \beta_1(s, x_1) \\ -\frac{1}{2} \beta_1(s, x_1) & \frac{1}{2} \lambda_{x1}(s^*, x_1) \end{bmatrix}$$

et  $D_2$  est strictement positif si

$$\lambda(s) > \frac{\beta_1^2(s, x_1)}{\lambda_{x1}(s^*, x_1)}.$$

Le dernier mineur est

$$\begin{aligned} D_{n+1} &= \det P \\ &= \frac{1}{2^{n+1}} \lambda(s) \prod_{j=1}^n \lambda_{xj}(s^*, x_j) - \frac{1}{2^{n+1}} \sum_{i=1}^n \left[ \beta_i^2(s, x_i) \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \lambda_{xj}(s^*, x_j) \right]. \end{aligned}$$

Il est strictement positif si

$$\lambda(s) > \frac{\sum_{i=1}^n \left[ \beta_i^2(s, x_i) \prod_{j=1, j \neq i}^n \lambda_{x_j}(s^*, x_j) \right]}{\prod_{j=1}^n \lambda_{x_j}(s^*, x_j)}.$$

Pour que ces conditions soient vérifiées, il suffit que pour tout  $s \geq 0$

$$\frac{\sum_{i=1}^n \left[ \beta_i^2(s, x_i) \prod_{j=1, j \neq i}^n \lambda_{x_j}(s^*, x_j) \right]}{\prod_{j=1}^n \lambda_{x_j}(s^*, x_j)} > \sup_{0 < x_i \leq X_M} \frac{[X_M |\rho_i(s, x_i)| + |\lambda_{s_i}(s) + \lambda_{x_i}(s, x_i)x_i - d_i|]^2}{\lambda_{x_i}(s^*, x_i)}$$

et donc,

$$\lambda(s) \geq \sup_{i \in \{1, \dots, n\}} \left[ \sup_{0 < x_i \leq X_M} \frac{n[X_M |\rho_i(s, x_i)| + |\lambda_{s_i}(s) + \lambda_{x_i}(s, x_i)x_i - d_i|]^2}{\lambda_{x_i}(s^*, x_i)} \right]. \quad (2.11)$$

Si l'inégalité (1.11) est vérifiée, la fonction  $(\tilde{Z}^\top P \tilde{Z})$  est définie positive. On conclut que

$$\dot{V} \leq -\tilde{Z}^\top P \tilde{Z} < 0.$$

De plus, on sait que l'ensemble  $-x_i^* < \tilde{x}_i \leq X_M - x_i^*$ ,  $-s^* < \tilde{s} \leq S_{max} - k$  (où  $k = s^* - a$ ) attire toutes les trajectoires et qu'il est positivement invariant pour le système (1.7). Cela conduit à dire que l'origine de système (1.7) est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable.

En revenant aux coordonnées originales, on en déduit que  $E$  est un point d'équilibre globalement asymptotiquement et localement exponentiellement stable du système (2.2) dans l'ensemble  $0 < x_i \leq X_M$ ,  $0 < s \leq S_{max} + a$ .

## 2.4 Application

Considérons le système suivant (voir [7])

$$\begin{cases} \dot{s} &= d(S_0 - s) - \sum_{i=1}^4 \mu_i(s)\theta(x_i)x_i, \\ \dot{x}_i &= [\mu_i(s)\theta(x_i) - d]x_i, \end{cases} \quad (i = 1, \dots, 4) \quad (2.12)$$

avec

$$\mu_i(s) = \frac{a_i s}{b_i + s}, \quad \theta(x_i) = \frac{1}{1 + \sqrt[3]{x_i}}$$

Les valeurs des paramètres constants sont rapportées dans le tableau suivant :

Indice	1	2	3	4
Couleur	Bleu	Rouge	Vert	Rose
$a_i$	0.83	1.00	1.20	1.60
$b_i$	0.20	0.20	0.30	0.40

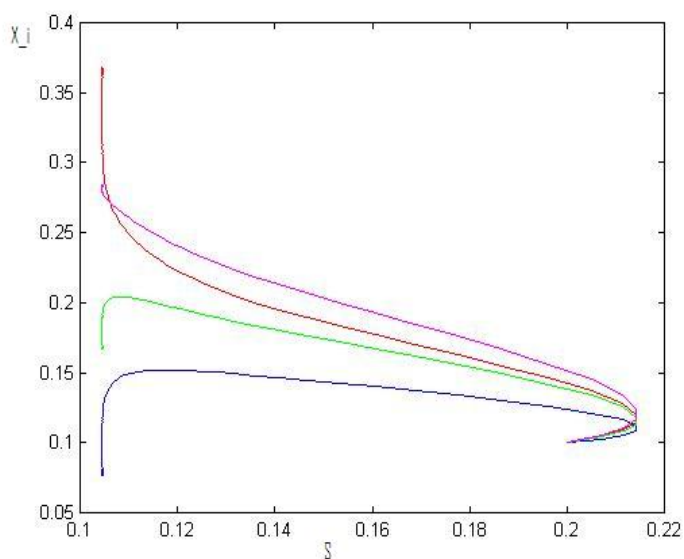


FIG. 2.1 – Equilibre stable du système 2.12

Les fonctions  $f(s)$  et  $h_i(s, x_i)$  satisfont les hypothèses  $(A_1)$  et  $(A_2)$ . En admettant que l'hypothèse  $(A_3)$  est satisfaite, l'équilibre serait d'après le théorème 2.3.1 localement exponentiellement stable et aussi globalement asymptotiquement stable d'après le théorème 2.3.2. Les simulations semblent d'ailleurs le confirmer.



# Bibliographie

- [1] C.C. Spicer, *The theory of bacterial constant growth apparatus*, Biometrics (1955).
- [2] C. Lobry, F. Mazenc, A. Rapaport, Persistence in ecological models of competition for a single resource, *C.R. Acad. Sci. Paris*, Ser.1340 (3) (2005) 199-204.
- [3] C. Lobry, F. Mazenc, A. Rapaport, Persistence in ratio-dependent models of consumer-ressource dynamics, *Electronic Journal of differential Equations*, conferences, Vol 15 : 211-220, 2007.
- [4] C. Lobry, F. Mazenc, A. Rapaport, Stability Analysis of an Ecological Model, *Springer-Verlag*, ISSN :0170-8643, Volume 341/2006 Title : Positive Systems ISBN : 978-3-540-34771-2, pp. 113-120.
- [5] C. Lobry, F. Mazenc, A. Rapaport, Sur un modèle densité-dépendant de compétition pour une seule ressource, *C. R. Acad. Sci. Paris, Biologies*, 329 :63-70, 2006.
- [6] C. Lobry, F. Mazenc, Effect on persistence of intra-specific competition in competition models, *Electronic Journal of differential Equations*, 125 : 1-10, 2007.
- [7] C. Lobry, J.Harmand, A new hypothesis to explain the coexistence of  $n$  species in the presence of a single ressource, *C.R.Acad. Sci. Paris, biologies*, 329 : 40-46, 2006.
- [8] F.Grognard, F. Mazenc, A. Rapaport, Polytopic Lyapunov functions for the stability analysis of persistence of competing species, 44th IEEE CDC and European Control Conference. Seville. Spain 2005.
- [9] F. Mazenc, M. Malisoff, *Constructions of Strict Lyapunov Functions*, Springer-Verlag London Limited, 2009.
- [10] H. Khalil, *Nonlinear Systems*, 2nd ed, Prentice Hall, 1996.
- [11] H. Smith, P. Waltman, *The theory of Chemostat, Dynamics of Microbial Competition*, Cambridge Studies in Mathematical Biology, Cambridge University Press, 1995.



- [12] J.C.Poggiale, *Modèles de compétition-prédation dans les chemostats*, Tlemcen, 2008.
- [13] V. Arnold, *Equations Différentielles Ordinaires*, 4e édition, Éditions MIR, Moscou, 1988.
- [14] S.R. Hansen, S.P. Hubell, Single nutrient microbial competition, *Science* 207 (28) (1980) 1491-1493.