

Table des Matières

1	Introduction	2
2	Persistence d'un modèle général ratio-dépendant	8
2.1	Lemmes préliminaires	9
2.2	Premier cas de persistance	10
2.3	Deuxième cas de persistance	13
2.4	Exemples et simulations numériques	16
3	Persistence uniforme d'un modèle partiellement ratio-dépendant	19
3.1	Dissipativité du modèle	20
3.2	Sous systèmes proie-prédateur	21
3.2.1	Sous-système I - Holling II	21
3.2.3	Sous-système II - Beddington-DeAngelis	22
3.3	Persistence uniforme	27
3.4	Simulation numérique	32

Chapitre 1

Introduction

Nous tenons d'abord à préciser au lecteur que ce travail est une lecture approfondie des articles suivants :

1) C. Lobry, F. Mazenc and A Rapaport, Persistence in ratio-dependent models of consumer-resource dynamics, *Electronic Journal of Differential Equations , Conferences, Vol 15* pp 211-220, 2007.

2) R. S. Cantrell, C. Cosner and S. Ruan, Intraspecific interference and consumer-resource dynamics, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-Series B., Vol. 4. Number 3*, pp. 527-546, 2004.

Un chemostat est un appareil de laboratoire utilisé pour cultiver des micro-organismes. Dans sa forme de base, il est constitué d'un récipient de culture ou d'un conteneur avec une entrée et une sortie. L'entrée est constituée de substrats ou nutriments nécessaires à la croissance des micro-organismes. La sortie comprend aussi bien du substrat que des micro-organismes (voir le schéma). L'importance du chemostat dépasse son utilisation comme moyen de culture de bactéries et de champignons. Dans le secteur agricole, le chemostat est utilisé dans la production d'articles laitiers tels que le yaourt et le fromage, tandis que dans le traitement des déchets, il est utilisé dans l'élimination des métaux lourds et l'épuration de l'eau. Du point de vue écologique, le chemostat sert de plate-forme expérimentale pour la modélisation de l'interaction de micro-organismes dans un écosystème simple. Ainsi, pour des raisons à la fois pratiques et théoriques, la compréhension mathématique du chémostat est très importante.

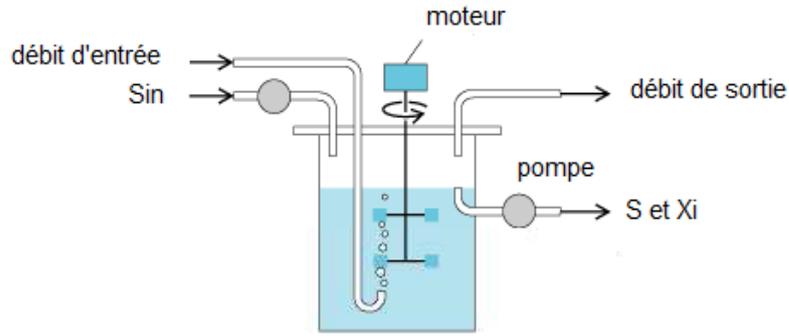


Schéma du chemostat

Le livre de Smith et Waltman [21] est particulièrement recommandé pour qui veut savoir plus sur la théorie du chemostat. Le modèle classique d'une culture mixte continue¹ en compétition pour un substrat unique dans un chemostat est donné par les équations suivantes (voir par exemple [20, 21, 16])

$$\begin{aligned} \dot{s} &= D(s_{in} - s) - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s)}{k_i} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s) - D)x_i, \quad i = 1, 2. \end{aligned} \tag{1.1}$$

Le point sur les variables représente la dérivation par rapport à la variable du temps t . Les variables s et x_i sont, respectivement, la concentration du *substrat* et la concentration du $i^{\text{ième}}$ *micro-organisme* à l'instant t et s'expriment en g/l , D est la *taux de dilution* à l'entrée mesuré en $1/h$ (inverse du temps). L'activité du $i^{\text{ième}}$ micro-organisme sur le substrat est caractérisée par la *fonction de croissance* μ_i , appelée aussi *cinétique de croissance* ou *taux d'absorption*, et les k_i sont *des facteurs de rendement* sans dimension. Expérimentalement, les fonctions de croissance μ_i sont croissantes (souvent majorées). En dynamique des populations, ce système s'interprète comme la compétition de deux espèces x_1 et x_2 pour une même ressource s . La concentration de micro-organisme à l'équilibre β_i est donné par $\mu_i(\beta_i) = D$. Pour une culture

¹Un chemostat est dit fonctionner en continu si le débit d'entrée est égal au débit de sortie et que l'approvisionnement en substrat est continu.

mixte lorsque la condition $0 < \beta_i < s_{in}$ est remplie pour tout i , le "Principe d'Exclusion Compétitive", affirme ce qui suit :

S'il existe i^ de telle sorte que $\beta_{i^*} < \beta_j$ pour tout $j \neq i^*$, alors $x_j(t) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$, pour tout $j \neq i^*$ et $x_{i^*}(t) \rightarrow \beta_{i^*}$ avec $x_{i^*}(0) > 0$.*

Ceci signifie que l'espèce qui a le plus petit β_i remporte la compétition tandis que les autres s'éteignent. Ce principe, initialement proposé par Hardin en 1960 [10], a été prouvé mathématiquement sous différents types d'hypothèses [1, 4, 15]. Bien que ce principe ait été validé sur des expériences en laboratoire [11], la coexistence de plusieurs espèces est tout de même observée dans des applications du monde réel ou expérimental. Depuis les articles essentiels de Armstrong et McGehee [1, 19] qui ont affirmé que la coexistence ne se fait pas nécessairement qu'à l'équilibre, plusieurs papiers sont apparus où une preuve théorique de persistance est donnée pour différents types de modèles (voir plus bas la définition mathématique de la notion de persistance). Par exemple, on a fait dépendre le taux de dilution D du temps, on a considéré des modèles à plusieurs substrats limitants, on a introduit des inhibiteurs... Dans [17], Lobry et al. démontrent que la seule considération de la dépendance intra-spécifique des fonctions de croissance arrive à expliquer la coexistence dans un chemostat. Ils ont remplacé dans le modèle de base (1.1) les fonctions $\mu_i(s)$ par les fonctions $h_i(s, x_i)$ ce qui se traduit par le système

$$\begin{aligned} \dot{s} &= D(s_{in} - s) - \sum_{i=1}^2 \frac{h_i(s, x_i)}{k_i} x_i, \\ \dot{x}_i &= (h_i(s, x_i) - D)x_i, \quad i = 1, 2. \end{aligned} \tag{1.2}$$

Ce type de réponse fonctionnelle est dit *ratio-dépendant* ou *densité-dépendant* et fut introduit par Arditi et Ginzburg [2] en 1989 sous la forme de Michaelis-Menten

$$h_i(s, x_i) := \mu_i\left(\frac{s}{x_i}\right) = \frac{c \frac{s}{x_i}}{m + \frac{s}{x_i}} = \frac{cs}{mx_i + s},$$

c et m étant des constantes positives. Le fait de ne faire dépendre ici h de s et de la seule espèce x_i traduit la compétition intra-spécifique dans le modèle. Ce type de modèles a rencontré une certaine réticence dans la communauté des chercheurs mais la polémique a fini par se calmer dès que la pertinence de cette approche s'est imposée à tous.

Nous avons besoin dans ce travail de certains outils dont nous rappelons l'essentiel dans ce qui suit :

Lemme 1.0.1 (lemme de comparaison) *Considérons le problème de Cauchy*

$$\dot{x} = f(t, x), \quad x(0) = x_0, \quad (1.3)$$

avec $f : \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction continue de classe C^1 et supposons que sa solution $x(t)$ est définie pour tout $t \geq 0$. Soit l'inégalité différentielle

$$\dot{u} \leq f(t, u), \quad u(0) = u_0,$$

avec $u_0 \leq x_0$. Alors la solution $u(t)$ de l'inégalité différentielle est définie pour tout $t \geq 0$ et vérifie $u(t) \leq x(t)$.

L'autre notion à définir est celle de la persistance. Considérons pour cela un système d'équations différentielles ordinaires modélisant l'interaction de deux (ou plusieurs) espèces biologiques (i.e. $x_i \geq 0$)

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_1, x_2), \quad i = 1, 2. \quad (1.4)$$

On suppose que le système (1.4) a la propriété d'existence et d'unicité des solutions et que ces solutions sont définies pour tout $t \geq 0$. Soit $(x_1(t), x_2(t))$ une solution de (1.4) de condition initiale strictement positive (x_{10}, x_{20}) . Le système (1.4) est dit *faiblement persistant* si

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > 0, \quad \text{pour tout } i = 1, 2,$$

faiblement uniformément persistant s'il existe un $\varepsilon > 0$ tel que, pour toute condition initiale (x_{10}, x_{20}) ,

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > \varepsilon, \quad \text{pour tout } i = 1, 2,$$

persistant si

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > 0, \quad \text{pour tout } i = 1, 2,$$

et *uniformément persistant* s'il existe un $\varepsilon_0 > 0$ tel que, pour toute condition initiale (x_{10}, x_{20}) ,

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > \varepsilon_0, \text{ pour tout } i = 1, 2.$$

Le système (1.4) est dit *dissipatif* s'il existe une constante $M_i > 0$ telle que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) < M_i, \text{ pour tout } i = 1, 2.$$

Le système (1.4) est dit *permanent* s'il est uniformément persistant et dissipatif. Pour plus de détails sur les différentes définitions de la persistance, nous nous référons à Freedman et Moson [8] et Thieme [22].

Définition 1.0.2 Soit M et N des ensembles invariants isolés de (1.4). On dit que M est *enchaîné* à N , on note $M \rightarrow N$, si il existe $x \notin M \cup N$ tel que $x \in W^-(M) \cap W^+(N)$ (i.e. x appartient aussi bien à la variété instable M qu'à la variété stable de N).

Définition 1.0.3 Une suite finie M_1, M_2, \dots, M_k d'ensembles invariants isolés de (1.4) est dite une *chaîne* si $M_1 \rightarrow M_2 \rightarrow \dots \rightarrow M_k$, ($M_1 \rightarrow M_1$ si $k = 1$). Une chaîne est dite *cycle* ou *chaîne fermée* si $M_k \rightarrow M_1$.

Le théorème de persistance uniforme dit alors **essentiellement** (voir les détails dans [5] par exemple) que si dans la famille d'ensembles invariants isolés $\{N_1, \dots, N_k\}$ du flot sur le bord $\partial\mathbb{R}_+^n$ il n'y a aucune chaîne fermée et si les solutions partant de l'intérieur de \mathbb{R}_+^n sont strictement positives et bornées, alors le système (1.4) est uniformément persistant.

Dans le présent mémoire, nous avons fait le choix dans un premier temps d'exposer et de détailler un article de Lobry, Mazenc et Rapaport intitulé "Persistence in ratio-dependent models of consumer-resource dynamics" [18]. Cela concerne le modèle (1.2) où le terme linéaire $D(s_{in} - s)$ est remplacé par une fonction $f(s)$ éventuellement non linéaire et pour laquelle seulement quelques données sont disponibles. Cela fera l'objet du premier chapitre. Nous y examinons les cas où les fonctions $x_i \rightarrow h_i(s, x_i)x_i$ sont croissantes ou décroissantes. Après la présentation du modèle, nous établissons quelques lemmes techniques avant de démontrer des résultats de persistance dans les deux cas su-cités. Nous terminons par des exemples et des simulations numériques qui illustrent les principaux résultats.

Le but du deuxième chapitre est de présenter un modèle ratio-dépendant où la cinétique d'une seule espèce sur deux dépend de la concentration de cette espèce. De plus, le modèle exhibera des fonctions explicites : une croissance de la proie de type logistique, une réponse fonctionnelle de la première espèce de type Holling II, une réponse fonctionnelle de la deuxième espèce de type Beddington-DeAngelis [3]. La persistance obtenue est en fait uniforme. Le modèle en question est alors :

$$\begin{aligned}\dot{s} &= rs \left(1 - \frac{s}{k}\right) - \frac{asx_1}{1+bs} - \frac{Asx_2}{1+Bs+Cx_2}, \\ \dot{x}_1 &= \left(-d + \frac{es}{1+bs}\right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left(-D + \frac{Es}{1+Bs+Cx_2}\right) x_2.\end{aligned}$$

Nous présentons dans ce chapitre deux sous-systèmes bidimensionnels dont le premier est le modèle classique proie-prédateur avec réponse de type Holling II et le deuxième un modèle proie-prédateur avec réponse de type Beddington-DeAngelis. Après la preuve de la persistance uniforme, on illustre le résultat par des exemples. Ce travail a pour source l'article "Intraspecific interference and consumer resource dynamics" de Cantrell, Cosner et Ruan [7].

Chapitre 2

Persistance d'un modèle général ratio-dépendant

Dans ce chapitre, nous examinons le cas d'une compétition pour un seul substrat de deux espèces de micro-organismes dans un chemostat où le taux d'absorption dépend aussi de la densité du micro-organisme. On remplace la fonction linéaire $D(s_{in} - s)$ du chemostat classique par une fonction $f(s)$ pas nécessairement linéaire. Le modèle est alors donné (voir [18]) par

$$\begin{aligned}\dot{s} &= f(s) - \sum_{i=1}^2 h_i(s, x_i)x_i, \\ \dot{x}_i &= (h_i(s, x_i) - d_i)x_i, \quad i = 1, 2.\end{aligned}\tag{2.1}$$

Les variables s et x_i sont, respectivement, le substrat et la concentration du $i^{\text{ème}}$ micro-organisme, d_i est le taux de mortalité (en fait la somme du taux de dilution et du taux de mortalité). Les fonctions h_i sont les taux de croissance (ou cinétique de croissance) représentant l'activité d'absorption du substrat s par le $i^{\text{ème}}$ micro-organisme. Ici, h_i dépend aussi de la densité x_i . Nous établissons dans ce qui suit des résultats de persistance dans les cas où les fonctions $x_i \rightarrow h_i(s, x_i)x_i$ sont strictement croissantes ou strictement décroissantes. Nous introduisons les hypothèses suivantes :

(A1) Pour tout $i = 1, 2$, les fonctions h_i sont de classe C^1 avec $\frac{\partial h_i}{\partial s}(\cdot, x_i) > 0$.

(A2) La fonction f est de classe C^1 dans $[0, +\infty[$ et il existe une constante $k > 0$ telle que $f(l) > 0$ pour tout $l \in]0, k[$ et $f(l) < 0$ pour tout $l > k$.

2.1 Lemmes préliminaires

Vérifions d'abord que le cône positif \mathbb{R}_+^3 est positivement invariant.

Lemme 2.1.1 *Les solutions de (2.1) de conditions initiales strictement positives sont strictement positives.*

preuve : Examinons le champ sur le bord du cône positif. Si $x_i = 0$ alors $\dot{x}_i = 0$ et, par conséquent, les trajectoires ne peuvent pas traverser l'hyperplan invariant $x_i = 0$. Si $s = 0$ alors $\dot{s} = f(0) \geq 0$; les trajectoires ne peuvent pas approcher l'hyperplan $s = 0$. Ceci démontre le lemme. ■

Le lemme suivant montre entre autres, que la composante $s(t)$ est définie pour tout $t \geq 0$, et est asymptotiquement bornée.

Lemme 2.1.2 *Supposons que le système (2.1) satisfait les hypothèses (A1) et (A2). Soit v un nombre réel positif. Soit une solution $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ du système (2.1) à condition initiale (s_0, x_{10}, x_{20}) telle que $s_0 > 0$, $x_{10} > 0$, $x_{20} > 0$. Alors il existe $T_1 \geq 0$ tel que, pour tout $t \geq T_1$, $s(t) \leq k + v$.*

preuve : Notons d'abord que pour tout $t \geq 0$,

$$\dot{s}(t) \leq f(s(t)).$$

Etant donné, d'après (A2), que $f(k+v) < 0$, une solution $s(t)$ ne peut couper la droite $s = k+v$ qu'avec une pente strictement négative si bien que, si $s_0 < k+v$, $s(t)$ reste dans la bande $[0, k+v]$, elle est donc bornée et définie pour tout $t \geq 0$. Supposons que $s_0 > k+v$. D'après l'hypothèse (A2) et la première équation du modèle (2.1), $\dot{s}(t) < 0$ pour t dans l'intervalle maximal positif $[0, T_f)$ de $s(t)$. T_f ne peut être fini car alors \dot{s} deviendrait positive (explosion en temps fini). De plus, si pour tout $t \geq 0$, $s(t) > k+v$, alors, sachant que $x_i(t)$ est positive, on aurait à la limite, $\dot{s}(t) = 0$ i.e. $f(s) = \sum_{i=1}^2 h_i(s, x_i)x_i$. Ceci est une contradiction car $f(s)$ est strictement négative. ■

Il reste à établir qu'en fait toutes les solutions positives sont définies pour tout $t \geq 0$ et sont positivement bornées.

Lemme 2.1.3 *Supposons que le modèle (2.1) satisfait les hypothèses (A1) et (A2). Soit $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ la solution de (2.1) avec une condition initiale (s_0, x_{10}, x_{20}) telle que $s_0 > 0$, $x_{10} > 0$, $x_{20} > 0$. Alors, la solution $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ existe pour tout $t \geq 0$ et est asymptotiquement bornée.*

preuve : Considérons la fonction

$$\lambda := s + \sum_{i=1}^2 x_i.$$

En dérivant par rapport à t il vient que

$$\begin{aligned} \dot{\lambda} &= \dot{s} + \sum_{i=1}^2 \dot{x}_i \\ &= f(s) - \sum_{i=1}^2 d_i x_i. \end{aligned}$$

Soit

$$M := \max_{t \geq 0} \{f(s(t)) + ds(t)\} \quad \text{où } d = \min \{d_i\}.$$

Notons que M existe d'après le lemme 2.1.2. Ainsi,

$$\dot{\lambda} = (f(s) + ds) - ds - \sum_{i=1}^2 d_i x_i \leq M - d\lambda.$$

Un théorème classique des équations différentielles nous permet d'affirmer que $\lambda(t)$ est définie pour tout t . Du principe de comparaison on déduit alors que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \lambda(t) \leq \frac{M}{d},$$

i.e. $\lambda(t)$ est bornée et donc les variables $s(t)$, $x_1(t)$, $x_2(t)$ qui sont positives le sont aussi. ■

2.2 Premier cas de persistance

Cette partie est consacrée au cas où les fonctions $x_i \rightarrow h_i(s, x_i)x_i$ sont croissantes. Nous introduisons les hypothèses supplémentaires suivantes.

(B1) Il existe deux nombres réels $\gamma > 0$ et $p \in]0, 1]$ tels que, pour tout $s > 0$, $x_1 > 0$, $x_2 > 0$,

$$h_i(s, x_i) \leq \frac{\gamma s}{(1 + x_i)^p (1 + s)},$$

$$\gamma > \max_{i=1,2} \left\{ \frac{d_i}{2} \right\}.$$

(B2) La fonction f est telle qu'il existe $\varepsilon > 0$ et $A > 0$ tels que

$$f(s) - \gamma \sum_{i=1}^2 \left[\left(\frac{2\gamma}{d_i} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right]^{1-p} \frac{s}{1+s} > \varepsilon s, \forall s \in [0, A]. \quad (2.2)$$

(B3) Pour chaque $i = 1, 2$, on a l'inégalité $h_i(A, 0) > d_i$.

Remarque 2.2.1 1. L'hypothèse (B3) ne peut pas être vérifiée si les fonctions $x_i \rightarrow h_i(s, x_i)x_i$ ne sont pas croissantes. En effet, on peut voir que si on n'a pas $\frac{\partial}{\partial x_i}(x_i h_i(s, x_i)) \geq 0$, il n'y a aucune raison pour que $h_i(A, 0)$ soit strictement positif.

2. Ces hypothèses peuvent paraître purement techniques, mais il est utile de noter que l'on peut déterminer les paramètres K et r d'une part et D et s_{in} d'autre part des fonctions classiques $f(s) = rs \left(1 - \frac{s}{K}\right)$ et $f(s) = D(s_{in} - s)$ de telle sorte que les conditions (2.2) soient vérifiées.

Nous pouvons énoncer et démontrer le résultat de persistance suivant :

Théorème 1 Supposons que le système (2.1) satisfait les hypothèses (A1), (A2) et (B1) à (B3). Considérons $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ une solution de (2.1) de condition initiale (s_0, x_{10}, x_{20}) telle que $s_0 > 0$, $x_{10} > 0$, $x_{20} > 0$. Alors, il existe un réel $\delta > 0$ tel que, pour tout $i = 1, 2$,

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > \delta.$$

preuve : D'après les lemmes du paragraphe 2.1, pour tout $t \geq 0$, la solution $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ existe et est strictement positive. L'hypothèse (B1) implique alors que, pour $i = 1, 2$, et pour tout $t \geq 0$,

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &\leq \left[\frac{\gamma s}{(1+x_i)^p(1+s)} - d_i \right] x_i \\ &\leq \left[\frac{\gamma}{(1+x_i)^p} - d_i \right] x_i. \end{aligned}$$

D'autre part, sachant que

$$\frac{\gamma}{(1+x_i)^p} \leq \frac{d_i}{2} \iff x_i \geq c^*,$$

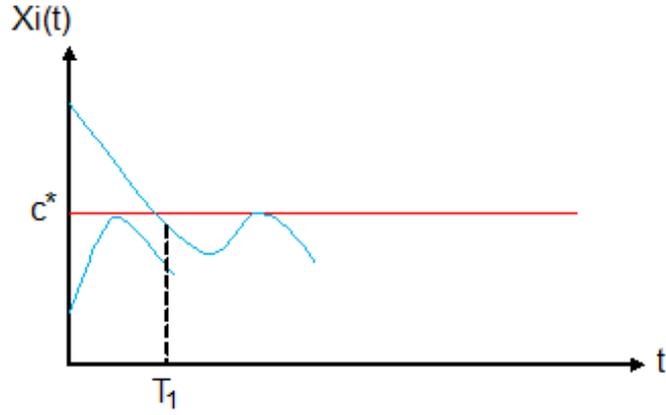


Figure 2-1: .

où

$$c^* := \left(\frac{2\gamma}{d_i} \right)^{\frac{1}{p}} - 1,$$

il vient que

$$\dot{x}_i \leq -\frac{1}{2}d_i x_i(t),$$

dès que $x_i(t) \geq c^*$. D'après l'hypothèse (B1), pour tout $i = 1, 2$, c^* est strictement positive. On peut en déduire à l'aide du principe de comparaison qu'il existe $T_1 \geq 0$ tel que, pour tout $t \geq T_1$ (voir le figure (2-1)),

$$x_i(t) \leq c^*. \quad (2.3)$$

D'autre part, l'hypothèse (B1) implique que pour tout $t \geq 0$

$$\begin{aligned} \dot{s} &\geq f(s) - \gamma \sum_{i=1}^2 \frac{s}{(1+x_i)^p(1+s)} x_i \\ &\geq f(s) - \frac{\gamma s}{1+s} \sum_{i=1}^2 x_i(t)^{1-p}. \end{aligned} \quad (2.4)$$

En combinant (2.3) et (2.4), nous obtenons, pourvu que $t \geq T_1$,

$$\dot{s} \geq f(s) - \frac{\gamma s}{1 + s} \sum_{i=1}^2 c_i^{*1-p}.$$

De l'hypothèse (B2), on déduit que:

$$\dot{s} > \varepsilon s(t) \text{ quand } s(t) \in]0, A].$$

Puisque $s(t) > 0$ pour tout $t \geq 0$, on déduit par le principe de comparaison qu'il existe $T_2 \geq T_1$ tel que, pour tout $t \geq T_2$,

$$s(t) > A.$$

Selon l'hypothèse (A1), les fonctions h_i sont croissantes par rapport à s . Il s'ensuit que, pour tous $t \geq T_2$,

$$\dot{x}_i \geq (h_i(A, x_i(t)) - d_i)x_i(t), \quad i = 1, 2.$$

D'après l'hypothèse (B3), par continuité de h_i , $h_i(A, x_i(t)) - d_i$ demeure strictement positive pour x_i suffisamment petit, disons si $x_i \in [0, \delta_1]$ pour un certain $\delta_1 > 0$. De plus, comme $[0, \delta_1]$ est borné, $\exists \delta_2 > 0$ telle que $\forall x_i \in [0, \delta_1]$,

$$h_i(A, x_i(t)) - d_i \geq \delta_2.$$

On déduit encore à l'aide du principe de comparaison qu'il existe $T_3 \geq T_2$ tel que pour tout $t \geq T_3$,

$$x_i(t) \geq \frac{1}{2}\delta_1.$$

■

2.3 Deuxième cas de persistance

Cette section est consacrée au cas où les fonctions $x_i \longrightarrow h_i(s, x_i)x_i$ sont décroissantes. Avant, nous admettons un résultat se trouvant dans [17] et qui concerne le modèle du chemostat

densité-dépendant suivant

$$\begin{aligned} \dot{s} &= D(s_{in} - s) - \sum_{i=1}^2 h_i(s, x_i)x_i, \\ \dot{x}_i &= (h_i(s, x_i) - D)x_i, \quad i = 1, 2, \end{aligned} \tag{2.5}$$

satisfaisant les hypothèses :

(C1) Les fonctions h_i sont de classe C^1 avec $\frac{\partial h_i}{\partial s}(\cdot, x_i) > 0$ et $\frac{\partial h_i}{\partial x_i}(s, \cdot) < 0$ pour $s > 0$, $h_i(0, \cdot) = 0$.

(C2) $h_i(s_{in}, 0) > D$.

(C3) Pour tout $i = 1, 2$, la fonction h_i est telle que, pour tout $s \geq 0$ fixé,

$$\lim_{x_i \rightarrow +\infty} h_i(s, x_i) = 0.$$

Il a été prouvé que sous ses conditions, toute solution de condition initiale strictement positive converge vers un point d'équilibre positif (persistance à l'équilibre). Nous faisons pour le modèle (2.1) les hypothèses suivantes

(C4) Pour chaque $i = 1, 2$, la fonction $x_i \rightarrow h_i(s, x_i)x_i$ est décroissante.

(C5) La fonction f est de classe C^1 dans $[0, +\infty[$ et il existe une constante $k > 0$ telle que $f(l) > 0$ pour tout $l \in [0, k[$ et $f(l) < 0$ pour tout $l > k$.

Pour faire le lien entre le modèle (2.1) et le système (2.5), nous définissons $D := \max(d_1, d_2)$. D'après (C5), nous pouvons déterminer un réel $s_{in} > 0$ et un réel arbitrairement petit $v > 0$ tels que

$$D(s_{in} - l) < f(l), \quad \forall l \in [0, k + v]. \tag{2.6}$$

Considérons alors le système

$$\begin{aligned} \dot{u} &= D(s_{in} - u) - \sum_{i=1}^2 h_i(u, y_i)y_i, \\ \dot{y}_i &= (h_i(u, y_i) - D)y_i, \quad i = 1, 2. \end{aligned} \tag{2.7}$$

Nous pouvons énoncer et démontrer le résultat de persistance suivant :

Théorème 2 *Supposons que le modèle (2.1) satisfait les hypothèses (C1), (C3), (C4) et (C5)*

et que le modèle (2.7) satisfait les hypothèses (C1) à (C3). Soit $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ la solution de (2.1) telle que $s_0 > 0, x_{10} > 0, x_{20} > 0$. Alors, il existe un réel $\delta > 0$ tel que, pour tout $i = 1, 2$,

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > \delta. \quad (2.8)$$

preuve : Considérons une solution $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ de (2.1) avec une condition initiale (s_0, x_{10}, x_{20}) satisfaisant, avec $s_0 > 0, x_{10} > 0, x_{20} > 0$. D'après le lemme 2.1.2, on peut supposer que $s_0 < k + v$ et donc $s(t) < k + v$ pour tout $t \geq 0$. Choisissons pour le modèle (2.7) la condition initiale $u_0 = \frac{s_0}{2}, y_{10} = \frac{x_{10}}{2}, y_{20} = \frac{x_{20}}{2}$. Montrons que pour tout $t \geq 0$, les inégalités suivantes sont satisfaites

$$u(t) < s(t), \quad y_i(t) < x_i(t), \quad (2.9)$$

auquel cas, sachant qu'il existe un $\delta > 0$ tel que $\liminf_{t \rightarrow +\infty} y_i(t) > \delta$ d'après le résultat dans [17], le théorème sera démontré. La preuve se fera par l'absurde. Nous distinguons entre deux cas qui nécessairement se produisent si (2.9) n'est pas satisfaite.

Premier cas : supposons qu'il existe un instant $t_\alpha > 0$ tel que $s(t_\alpha) = u(t_\alpha)$ et pour tout $t \in [0, t_\alpha[$, $s(t) > u(t)$ avec $x_i(t) > y_i(t)$. La première équation du modèle (2.1) donne

$$\begin{aligned} \dot{s}(t_\alpha) &= f(s(t_\alpha)) - \sum_{i=1}^2 h_i(s(t_\alpha), x_i(t_\alpha))x_i(t_\alpha) \\ &= f(u(t_\alpha)) - \sum_{i=1}^2 h_i(u(t_\alpha), x_i(t_\alpha))x_i(t_\alpha). \end{aligned}$$

D'après l'hypothèse (C4), nous obtenons

$$\dot{s}(t_\alpha) \geq f(u(t_\alpha)) - \sum_{i=1}^2 h_i(u(t_\alpha), y_i(t_\alpha))y_i(t_\alpha).$$

Sachant que $s(t) < k + v$ pour tout $t \geq 0$, et d'après (2.6), il vient que

$$\dot{s}(t_\alpha) > D(s_{in} - u(t_\alpha)) - \sum_{i=1}^2 h_i(u(t_\alpha), y_i(t_\alpha))y_i(t_\alpha) = \dot{u}(t_\alpha).$$

Il s'ensuit qu'il existe $\varepsilon > 0$ tel que $s(t) < u(t)$ pour tout $t \in [t_\alpha - \varepsilon, t_\alpha[$; c'est une contradiction.

Deuxième cas : Supposons qu'il existe $t_\alpha > 0$ tel que $x_i(t_\alpha) = y_i(t_\alpha)$ pour $i = 1, 2$ et, pour tout $t \in [0, t_\alpha[$, $s(t) > u(t)$, $x_i(t) > y_i(t)$ avec $s(t_\alpha) > u(t_\alpha)$. Alors

$$\begin{aligned}\dot{x}_i(t_\alpha) &= (h_i(s(t_\alpha), x_i(t_\alpha)) - d_i)x_i(t_\alpha) \\ &= (h_i(s(t_\alpha), y_i(t_\alpha)) - d_i)y_i(t_\alpha).\end{aligned}\tag{2.10}$$

D'après l'hypothèse (C1), la fonction $s \mapsto h_i(s, \cdot)$ est croissante. De plus, sachant que $s(t_\alpha) > u(t_\alpha)$ et par définition de D , on obtient

$$\begin{aligned}\dot{x}_i(t_\alpha) &> (h_i(u(t_\alpha), y_i(t_\alpha)) - d_i)y_i(t_\alpha) \\ &> (h_i(u(t_\alpha), y_i(t_\alpha)) - D)y_i(t_\alpha) = \dot{y}_i(t_\alpha).\end{aligned}$$

Ainsi il existe $\varepsilon > 0$ tel que $x_i(t) < y_i(t)$ pour tout $t \in [t_\alpha - \varepsilon, t_\alpha[$; c'est une contradiction. Les inégalités (2.9) sont donc satisfaites. ■

Remarque 2.3.1 *Il est à noter que le réel positif δ des deux théorèmes 1 et 2 ne dépend pas, selon les preuves, des conditions initiales et que la persistance en question est uniforme. Cette remarque ne figure pas dans l'article correspondant.*

2.4 Exemples et simulations numériques

Nous illustrons ci-après les principaux résultats par des simulations numériques de deux exemples. Nous y faisons cependant abstraction du réalisme biologique des fonctions et paramètres choisis.

Exemple 1 : Nous considérons le système (2.1) où les fonctions et les paramètres sont donnés par

$$\begin{aligned}f(s) &= 2s\left(1 - \frac{s}{2}\right) \text{ (logistique),} \\ h_1(s, x_1) &= \frac{s}{\left(1 + \frac{s}{2}\right)(1 + x_1)}, \quad d_1 = 0.3, \\ h_2(s, x_2) &= \frac{s}{\left(1 + \frac{s}{2}\right)(1 + x_2)}, \quad d_2 = 0.1.\end{aligned}$$

On peut vérifier les hypothèses du théorème 1, en particulier la croissance des fonctions $x_i \mapsto$

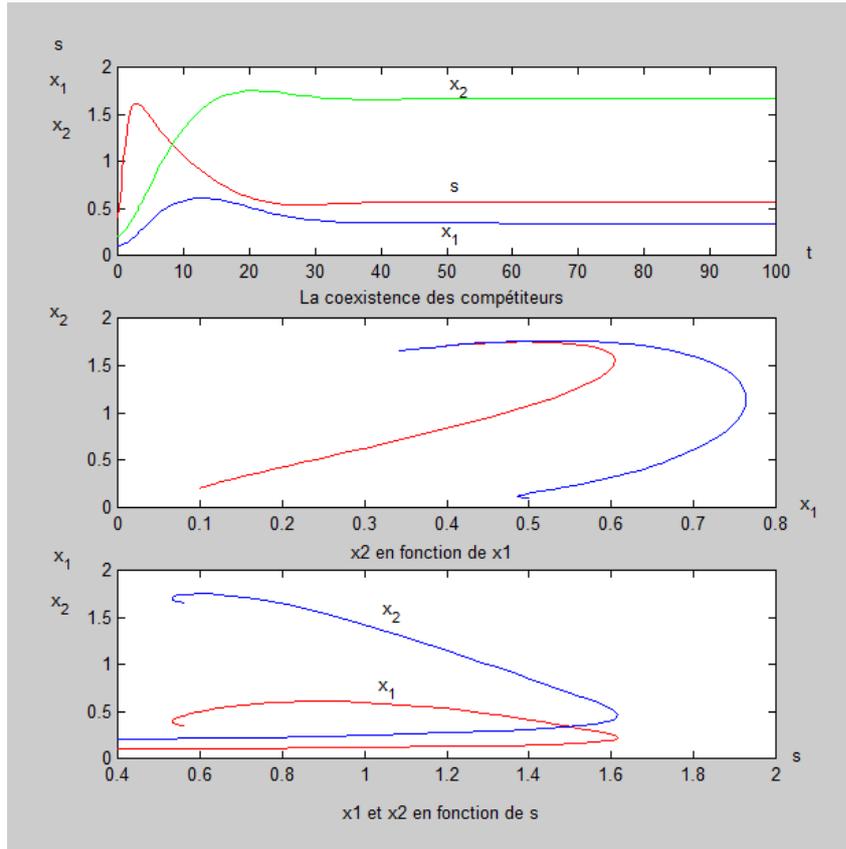


Figure 2-2: Simulations numériques de l'exemple 1

$h_i(s, x_i)x_i$. Les simulations effectuées à l'aide d'un programme Matlab, sont représentées sur la figure 2-2 et montrent clairement une coexistence semble-t-il autour d'un équilibre. Nous avons fait le choix de représenter les trois composantes d'une solution en fonction du temps avec la condition initiale $(s_0, x_{10}, x_{20}) = (0.4, 0.1, 0.2)$, puis son orbite¹ dans l'espace des phases (x_1, x_2) et enfin son orbite dans une superposition des espaces (s, x_1) et (s, x_2) . **Exemple 2** : Nous considérons maintenant un modèle où f n'est plus concave et les fonctions $x_i \rightarrow h_i(s, x_i)x_i$ sont

¹Dans la deuxième simulation, nous avons représenté l'orbite d'une autre solution de condition initiale $(0.4, 0.5, 0.1)$.

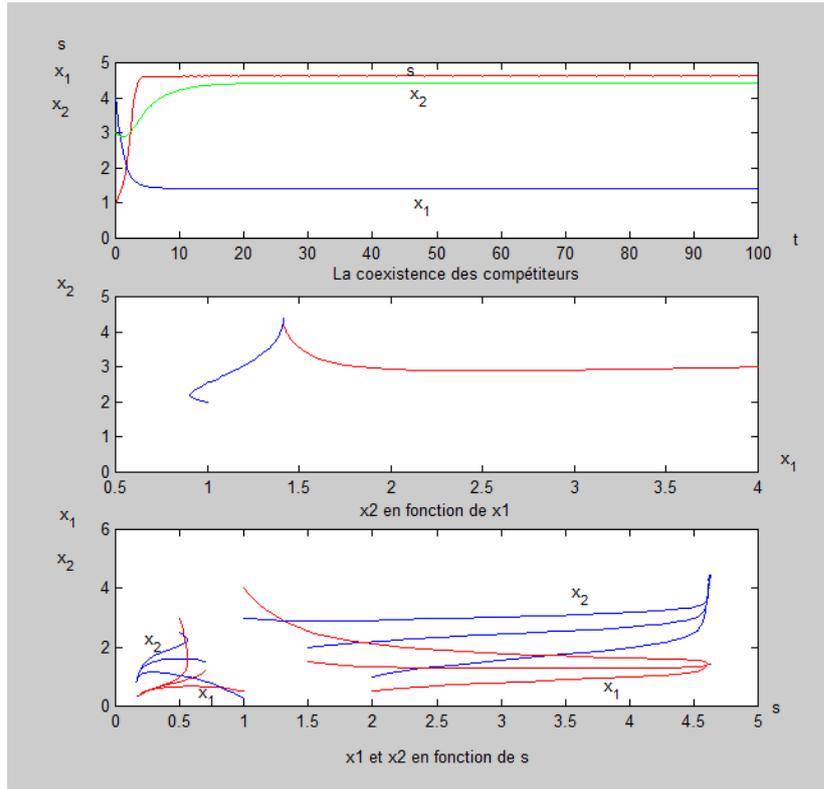


Figure 2-3: Simulations numériques de l'exemple 2

décroissantes.

$$f(s) = \frac{3}{10} + \frac{4}{5}s^2\left(1 - \frac{s}{5}\right)$$

$$h_1(s, x_1) = \frac{\frac{s}{x_1}}{\frac{1}{2} + S + x_1}, d_1 = \frac{1}{2}$$

$$h_2(s, x_2) = \frac{3}{2} \frac{\frac{s}{x_2}}{\left(1 + s + \frac{x_2}{2}\right)}, d_2 = \frac{1}{5}$$

Les hypothèses du théorème 2 sont vérifiées. Les simulations sont représentées sur la figure 2-3. Il semble qu'il y ait deux équilibres positifs attractifs (bistabilité). On a préféré ne pas préciser les conditions initiales des trajectoires choisies qui convergent vers un des deux équilibres selon la condition de départ.

Chapitre 3

Persistance uniforme d'un modèle partiellement ratio-dépendant

Dans ce chapitre, nous considérons un modèle densité-dépendant à deux consommateurs et un unique substrat. On démontre que les deux espèces en compétition sur une même ressource limitante peuvent coexister dans le sens d'une persistance uniforme. Le modèle, pris dans [7], est donné par

$$\begin{aligned}\dot{s} &= rs \left(1 - \frac{s}{k}\right) - \frac{asx_1}{1+bs} - \frac{Asx_2}{1+Bs+Cx_2}, \\ \dot{x}_1 &= \left(-d + \frac{es}{1+bs}\right)x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left(-D + \frac{Es}{1+Bs+Cx_2}\right)x_2,\end{aligned}\tag{3.1}$$

avec la condition initiale

$$s(0) > 0, x_1(0) > 0, x_2(0) > 0.\tag{3.2}$$

Nous supposons que la consommation de la première espèce se traduit par une réponse fonctionnelle de type Holling II tandis que celle de la deuxième espèce se traduit par une réponse fonctionnelle de type dit de Beddington-DeAngelis, cette dernière étant la seule qui soit densité-dépendante.

3.1 Dissipativité du modèle

Il est clair que les solutions du modèle (3.1) de condition initiales positives restent dans le cône positif \mathbb{R}_+^3 puisque le bord est invariant. La proposition suivante établit en plus que ces solutions sont asymptotiquement bornées.

Proposition 3.1.1 *Le système (3.1) est dissipatif.*

preuve : D'après la première équation du système (3.1), on a :

$$\dot{s} \leq rs \left(1 - \frac{s}{k}\right).$$

Il est connu que les solutions positives de l'équation logistique

$$\dot{u} = ru \left(1 - \frac{u}{k}\right),$$

convergent toutes vers k quand t tend vers l'infini. En utilisant le principe de comparaison, on trouve alors que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) \leq k.$$

Pour $\varepsilon > 0$ assez petit, nous avons donc $s(t) \leq k + \varepsilon$ lorsque t est suffisamment grand. Notons par $d_0 = \min\{d, D\}$. A partir des trois équations du système (3.1) nous avons

$$\begin{aligned} \dot{s} + \frac{a}{e}\dot{x}_1 + \frac{A}{E}\dot{x}_2 &= rs \left(1 - \frac{s}{k}\right) - \frac{ad}{e}x_1 - \frac{AD}{E}x_2 \\ &\leq rs - d_0 \left(\frac{a}{e}x_1 + \frac{A}{E}x_2\right) \\ &= rs + d_0s - d_0 \left(s + \frac{a}{e}x_1 + \frac{A}{E}x_2\right) \\ &= (r + d_0)(k + \varepsilon) - d_0 \left(s + \frac{a}{e}x_1 + \frac{A}{E}x_2\right). \end{aligned}$$

Posons $\Sigma = s + \frac{a}{e}x_1 + \frac{A}{E}x_2$. En résolvant l'équation suivante

$$\dot{U} = (r + d_0)(k + \varepsilon) - d_0U,$$

on trouve

$$U(t) = \frac{(r + d_0)(k + \varepsilon)}{d_0} + U(0) \exp(-d_0 t),$$

avec $U(0) = \Sigma(0) = s_0 + \frac{a}{e}x_{10} + \frac{A}{E}x_{20}$. Du principe de comparaison on déduit alors que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) \leq \frac{(r + d_0)(k + \varepsilon)}{d_0}.$$

Ceci implique que les solutions sont définies pour tout $t \geq 0$ et sont bornées i.e. le système (3.1) est dissipatif. ■

3.2 Sous systèmes proie-prédateur

Chaque consommateur peut survivre en se nourrissant de la ressource en l'absence de l'autre consommateur. On va présenter les deux sous-systèmes de prédation dont le premier n'est autre que le système classique proie-prédateur avec croissance logistique de la proie et réponse fonctionnelle de type Holling II.

3.2.1 Sous-système I - Holling II

En supprimant le deuxième compétiteur du modèle (3.1), on obtient le système proie-prédateur

$$\begin{aligned} \dot{s} &= rs \left(1 - \frac{s}{K}\right) - \frac{asx_1}{1 + bs}, \\ \dot{x}_1 &= \left(-d + \frac{es}{1 + bs}\right) x_1. \end{aligned} \tag{3.3}$$

En plus des équilibres au bord $(0, 0)$ qui est un point-selle de direction stable l'axe des x_1 et $(K, 0)$, le système (3.3) possède un équilibre intérieur (ou positif) $\bar{E} = (\bar{s}, \bar{x}_1)$ si

$$0 < \frac{d}{e - bd} < K, \tag{3.4}$$

avec

$$\bar{s} = \frac{d}{e - bd}, \quad \bar{x}_1 = \frac{re}{ad} \bar{s} \left(1 - \frac{\bar{s}}{K}\right), \tag{3.5}$$

auquel cas le point $(K, 0)$ est un point-selle de direction stable l'axe des s . La matrice jacobienne du système (3.3) au point \bar{E} est donnée par

$$J_{\bar{E}} = \begin{pmatrix} -\frac{r\bar{s}}{K} + \frac{abd\bar{x}_1}{e(1+b\bar{s})} & -\frac{a\bar{s}}{1+b\bar{s}} \\ \frac{e\bar{x}_1}{1+b\bar{s}} & 0 \end{pmatrix}.$$

Il est clair que le $\det J_{\bar{E}} > 0$ et que la trace vaut

$$\begin{aligned} \text{tr } J_{\bar{E}} &= -\frac{r\bar{s}}{K} + \frac{abd\bar{x}_1}{e(1+b\bar{s})} \\ &= \frac{r\bar{s}}{K} \left(-1 + \frac{b(k(e-bd)-d)}{e} \right). \end{aligned}$$

Proposition 3.2.2 [12] *Supposons que la condition (3.4) est vérifiée, alors :*

(i) *Si $\frac{d}{e-bd} < K < \frac{e+bd}{b(e-bd)}$, alors \bar{E} est localement (mais aussi globalement) asymptotiquement stable.*

(ii) *Si $K > \frac{e+bd}{b(e-bd)}$, alors \bar{E} est instable et il existe un (unique) cycle limite entourant l'équilibre \bar{E} .*

3.2.3 Sous-système II - Beddington-DeAngelis

En l'absence du premier compétiteur, on obtient le système proie-prédateur avec une fonction de réponse Beddington-DeAngelis

$$\begin{aligned} \dot{s} &= rs \left(1 - \frac{s}{K} \right) - \frac{Asx_2}{1+B_s+Cx_2}, \\ \dot{x}_2 &= \left(-D + \frac{Es}{1+B_s+Cx_2} \right) x_2. \end{aligned} \tag{3.6}$$

Nous allons expliquer sans rentrer dans tous les détails que la configuration est assez semblable à celle du sous-système précédent. En l'occurrence, s'il existe un équilibre positif, il sera asymptotiquement stable s'il se trouve sur une branche "décroissante" de l'isocline nulle $\dot{s} = 0$ et instable s'il est sur une branche "croissante" entouré par un cycle limite. Les isoclines verticales

$\dot{s} = 0$ (en bleu dans les figures ?? et 3-2) sont les suivantes

$$s = 0 \text{ et } x_2 = \frac{rK(1 - \frac{s}{K})(1 + Bs)}{AK - rCK + Crs}.$$

La composante non triviale de ces isoclines coupe les axes en $(K, 0)$, $(-\frac{1}{B}, 0)$ et $(0, \frac{r}{A - rC})$.

On supposera que

$$A - rC > 0. \quad (3.7)$$

Les isoclines horizontales $\dot{x}_2 = 0$ (en rouge dans les figures ?? et 3-2) sont les droites

$$x_2 = 0 \text{ et } x_2 = \frac{(E - BD)s - D}{CD},$$

dont la deuxième coupe les axes en $(0, -\frac{1}{C})$ et $(\frac{D}{E - BD}, 0)$. On supposera que

$$E - BD > 0. \quad (3.8)$$

Il est aisé de vérifier que l'origine est un point-selle car la matrice Jacobienne à l'origine s'écrit

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -D \end{pmatrix}.$$

La matrice jacobienne calculée au point $(K, 0)$ s'écrit :

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{AK}{1 + BK} \\ 0 & -D + \frac{EK}{1 + BK} \end{pmatrix}.$$

Donc, si $D < \frac{EK}{1 + BK}$, ce qui équivaut à

$$K > \frac{D}{E - BD}, \quad (3.9)$$

$(K, 0)$ est un point-selle.

En plus des équilibres au bord $(0, 0)$ et $(K, 0)$, le système (3.6) possède sous les conditions

(3.7), (3.8) et (3.9) un équilibre intérieur $\tilde{E} = (\tilde{s}, \tilde{x}_2)$ avec

$$\begin{aligned}\tilde{s} &= \frac{rKCE - AK(E - BD) + \sqrt{(AK(E - BD) - rKCE)^2 + 4rACDE}}{2rCE}, \\ \tilde{x}_2 &= \frac{rE}{AD}\tilde{s}\left(1 - \frac{\tilde{s}}{D}\right).\end{aligned}\tag{3.10}$$

Après quelques calculs, il vient que

$$J(\tilde{E}) = \begin{pmatrix} -\frac{r\tilde{s}}{K} + \frac{ABD\tilde{x}_2}{E(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)} & -\frac{AD(1+B\tilde{s})}{E(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)} \\ \frac{E\tilde{x}_2(1+C\tilde{x}_2)}{(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)^2} & -\frac{CD\tilde{x}_2}{1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2} \end{pmatrix}.$$

Le déterminant est donné par

$$\begin{aligned}\det J(\tilde{E}) &= \left(-\frac{r\tilde{s}}{K} + \frac{ABD\tilde{x}_2}{E(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)}\right) \frac{-CD\tilde{x}_2}{(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)} + \frac{AD\tilde{x}_2(1+B\tilde{s})(1+C\tilde{x}_2)}{(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)^3} \\ &= \frac{rCD\tilde{s}\tilde{x}_2}{K(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)} + \frac{AD\tilde{x}_2^2(1+C\tilde{x}_2)}{(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)^3} + \frac{ABD^2\tilde{x}_2}{(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)^2} > 0.\end{aligned}$$

La trace peut changer de signe et vaut

$$\text{tr } J(\tilde{E}) = -\frac{r\tilde{s}}{K} + \frac{ABD\tilde{x}_2}{E(1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2)} - \frac{CD\tilde{x}_2}{1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2}.$$

L'équilibre \tilde{E} est asymptotiquement stable si

$$\text{tr } J(\tilde{E}) < 0 \text{ i.e. } \tilde{s} > \frac{E - BD - rB - \sqrt{\Delta}}{-2r\frac{BD + KE}{KD}} := \hat{s},$$

avec $\Delta = (rB - E + BD)^2 + 4r\frac{BD + KE}{K} > 0$ et \hat{s} l'abscisse du sommet de l'isocline non triviale "bleue". Par conséquent, si le point d'équilibre se trouve à droite du sommet, alors le point \tilde{E} est localement asymptotiquement stable (voir la figure ??). S'il est à gauche, il est instable (voir la figure 3-2). Dans ce dernier cas, on peut montrer à l'aide du Théorème de Poincaré-Bendixson l'existence d'un cycle limite entourant l'équilibre. Plus précisément, il a été prouvé que :

Proposition 3.2.4 [13, 14] *Sous les conditions (3.7), (3.8) et (3.9), il existe un équilibre*

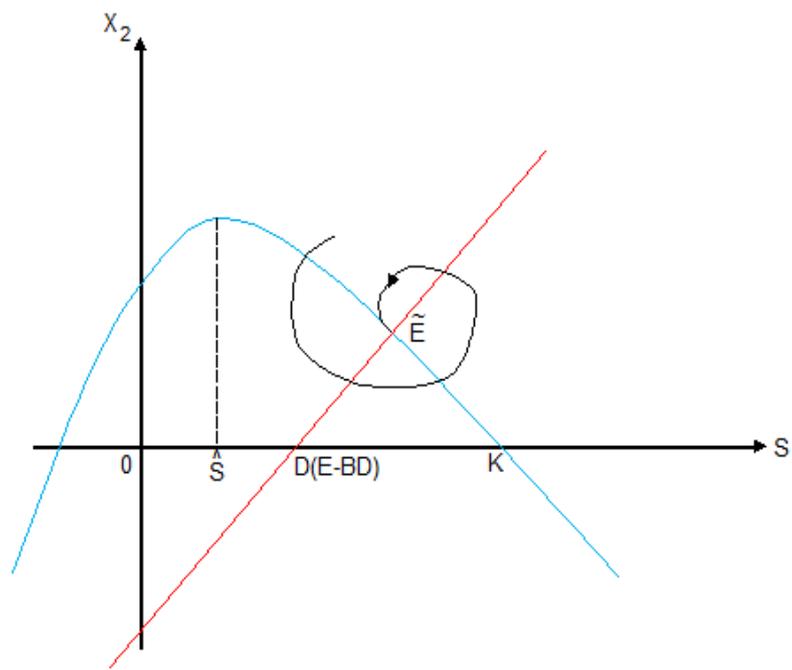


Figure 3-1: La stabilité du point d'équilibre intérieur.

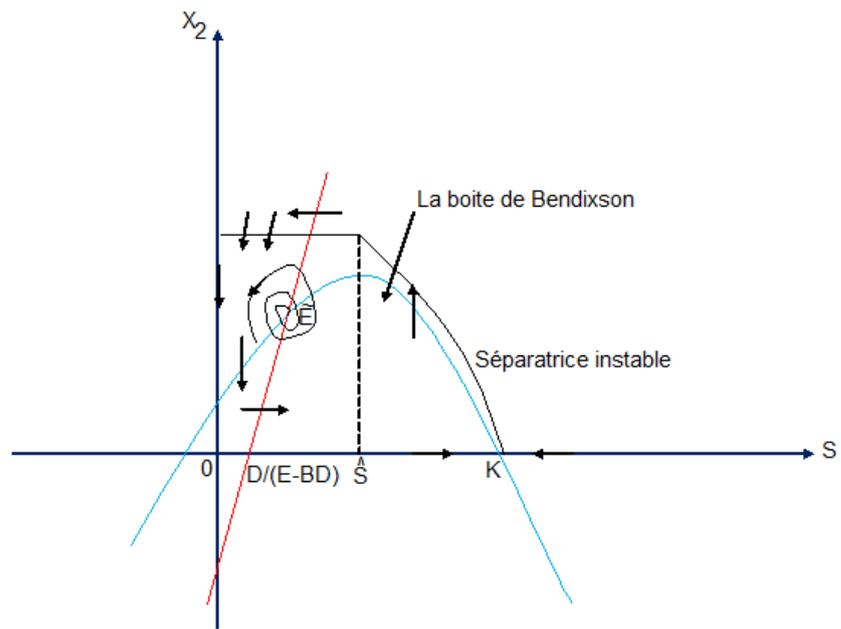


Figure 3-2: L'instabilité du point d'équilibre intérieur et l'existence d'un cycle limite stable

intérieur \tilde{E} tel que :

(i) Si $\tilde{s} > \hat{s}$, alors \tilde{E} est globalement asymptotiquement stable.

(ii) Si $\tilde{s} < \hat{s}$, alors \tilde{E} est instable et il existe un unique cycle limite entourant l'équilibre \tilde{E} .

3.3 Persistance uniforme

Dans cette partie, nous examinons la persistance uniforme dans l'octant positif pour le système (3.1). Nous avons besoin de connaître la dynamique sur le bord $\partial\mathbb{R}_+^3$ de l'octant positif.

La matrice jacobienne du système (3.1) est donnée par

$$J(s, x_1, x_2) = \begin{pmatrix} p_s & p_{x_1} & p_{x_2} \\ g_s & g_{x_1} & 0 \\ q_s & 0 & q_{x_2} \end{pmatrix}, \quad (3.11)$$

avec

$$\begin{aligned} p_s &= r \left(1 - \frac{s}{K}\right) - \frac{ax_1}{1+bs} - \frac{Ax_2}{1+Bs+Cx_2} + s \left(\frac{-r}{K} + \frac{abx_1}{(1+bs)^2} + \frac{ABx_2}{(1+Bs+Cx_2)^2} \right) \\ p_{x_1} &= -\frac{as}{(1+bs)^2}, \quad p_{x_2} = -\frac{As(1+Bs)}{(1+Bs+Cx_2)^2} \\ g_s &= \frac{ex_1}{(1+bs)^2}, \quad g_{x_1} = -d + \frac{es}{1+bs} \\ q_s &= \frac{Ex_2(1+Cx_2)}{(1+Bs+Cx_2)^2}, \quad q_{x_2} = -D + \frac{Es}{1+Bs+Cx_2} - \frac{CEsx_2}{(1+Bs+Cx_2)^2} \end{aligned}$$

Le système (3.1) admet les points d'équilibre au bord $E_0 = (0, 0, 0)$, $E_K = (K, 0, 0)$, $E_{sx_1} = (\bar{s}, \bar{x}_1, 0)$ et $E_{sx_2} = (\tilde{s}, 0, \tilde{x}_2)$, avec \bar{s} et \bar{x}_1 définis par (3.5) et \tilde{s} et \tilde{x}_2 définis par (3.10). Nous pouvons énoncer et donner la démonstration du premier théorème de persistance uniforme suivant, dans le cas où les équilibres \bar{E} et \tilde{E} des sous-systèmes I et II sont asymptotiquement stables :

Théorème 3 *Supposons que les conditions d'existence (3.4), (3.7), (3.8), (3.9) sont vérifiées. Supposons aussi que les conditions de stabilité (i) des propositions (3.2.2) et (3.2.4) sont réalisées. Si de plus*

$$(i) \ D < \frac{E\bar{s}}{1+B\bar{s}} \text{ et } (ii) \ d < \frac{e\tilde{s}}{1+b\tilde{s}}, \quad (3.12)$$

alors le système (3.1) est uniformément persistant.

preuve : On va étudier la stabilité des points d'équilibre au bord.

(1) L'équilibre trivial $E_0 = (0, 0, 0)$ existe toujours et c'est un point-selle de variété instable l'axe des s et de variété stable le plan (x_1, x_2) . En effet, la jacobienne en ce point vaut

$$J_{E_0} = \begin{pmatrix} r & 0 & 0 \\ 0 & -d & 0 \\ 0 & 0 & -D \end{pmatrix}$$

(2) La jacobienne en $E_K = (K, 0, 0)$ vaut

$$J_{E_K} = \begin{pmatrix} -r & -\frac{aK}{(1+bK)^2} & -\frac{AK(1+BK)}{(1+BK)^2} \\ 0 & -d + \frac{eK}{1+bK} & 0 \\ 0 & 0 & -D + \frac{EK}{1+BK} \end{pmatrix}$$

Cet équilibre est donc un point-selle si

$$(i) d < \frac{eK}{1+bK} \text{ et } (ii) D < \frac{EK}{1+BK}. \quad (3.13)$$

Ces conditions sont des conséquences directes des conditions (3.8), (3.9) et (3.4). Les directions instables sont celles des axes des x_1 et x_2 et la direction stable est celle de l'axe des s .

(3) La matrice jacobienne en $E_{sx_1} = (\bar{s}, \bar{x}_1, 0)$ est donnée par

$$J_{E_{sx_1}} = \begin{pmatrix} \bar{s} \left(-\frac{r}{K} + \frac{ab\bar{x}_1}{(1+b\bar{s})^2} \right) & -\frac{a\bar{s}}{1+b\bar{s}} & -\frac{A\bar{s}}{1+B\bar{s}} \\ \frac{e\bar{x}_1}{(1+b\bar{s})^2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -D + \frac{E\bar{s}}{1+B\bar{s}} \end{pmatrix}.$$

L'équation caractéristique est

$$\left[\lambda^2 - \bar{s} \left(-\frac{r}{K} + \frac{ab\bar{x}_1}{(1+b\bar{s})^2} \right) \lambda + \frac{ae\bar{x}_1}{(1+b\bar{s})^2} \right] \left(\lambda + D - \frac{E\bar{s}}{1+B\bar{s}} \right) = 0.$$

D'après la condition (i) de la proposition 3.2.2, le point d'équilibre \bar{E} du sous-système I est

stable sur le plan (s, x_1) . Pour établir la nature de E_{sx_1} il suffit alors d'examiner la valeur propre dans la direction x_2 , à savoir

$$\lambda_{x_2} = -D + \frac{E\tilde{s}}{1 + B\tilde{s}}.$$

D'après la condition (3.12(i)), $\lambda_{x_2} > 0$. Le point d'équilibre E_{sx_1} est donc un point-selle, instable dans la direction de x_2 .

(4) La matrice jacobienne en $E_{sx_2} = (\tilde{s}, 0, \tilde{x}_2)$ est donnée par $\tilde{s} \tilde{x}_2$

$$J_{E_{sx_1}} = \begin{pmatrix} \tilde{s} \left(\frac{-r}{K} + \frac{AB\tilde{x}_2}{(1 + B\tilde{s})^2} \right) & \frac{a\tilde{s}}{(1 + B\tilde{s})^2} & -\frac{A\tilde{s}(1 + B\tilde{s})}{(1 + B\tilde{s} + C\tilde{x}_2)^2} \\ 0 & -d + \frac{e\tilde{s}}{1 + b\tilde{s}} & 0 \\ \frac{E\tilde{x}_2(1 + C\tilde{x}_2)}{(1 + B\tilde{s} + C\tilde{x}_2)^2} & 0 & -\frac{CE\tilde{s}\tilde{x}_2}{(1 + B\tilde{s} + C\tilde{x}_2)^2} \end{pmatrix}.$$

D'après la condition (i) de la proposition 3.2.4, le point d'équilibre \tilde{E} du sous-système II est stable sur le plan (s, x_2) . La nature de E_{sx_2} dépend de la valeur propre dans la direction x_1 , à savoir

$$\lambda_{x_1} = -d + \frac{e\tilde{s}}{1 + b\tilde{s}}.$$

D'après la condition (3.12(ii)), $\lambda_{x_1} > 0$. Le point d'équilibre E_{sx_2} est donc un point-selle, instable dans la direction de x_1 .

Les points précédents assurent que pour des conditions initiales proches du bord, il y a invasion de l'intérieur du cône positif. C'est de la persistance. Pour obtenir une persistance uniforme de l'ensemble du système (3.1), nous utilisons le Théorème de Butler et Waltman [5]. Nous devons principalement assurer que les équilibres du bord ne forment pas un cycle (chaîne fermée) sur le bord. C'est la condition dite d'acyclicité dans le théorème de persistance uniforme (voir [9] et [6]). D'abord, on voit qu'il n'y a pas d'orbites homoclines. Ensuite les seules chaînes du bord sont $E_0 \rightarrow E_K \rightarrow E_{sx_1}$ sur le plan (s, x_1) et $E_0 \rightarrow E_K \rightarrow E_{sx_2}$ sur le plan (s, x_2) . Les équilibres E_{sx_1} et E_{sx_2} étant attractifs sur ces plans, il ne peut y avoir de chaîne fermée. ■

Remarque 3.3.1 Observons que d est inférieure à $\frac{e}{b}$, $\frac{eK}{1 + bK}$ et $\frac{e\tilde{s}}{1 + b\tilde{s}}$ dans (3.4), (3.13)(i)

et (3.12)(ii) respectivement. La fonction $\frac{es}{1+bs}$ étant croissante pour $s > 0$ et puisque $\tilde{s} < K$, on a :

$$d < \frac{e\tilde{s}}{1+b\tilde{s}} < \frac{eK}{1+bK} < \frac{e}{b}.$$

Ainsi, si (3.12)(ii) est vérifiée, alors (3.4) et (3.13)(i) sont satisfaites. De même, si (3.12)(i) est vérifiée, alors (3.7), (3.8), (3.9) et (3.13) (ii) sont satisfaites.

Si \bar{E} et \tilde{E} sont instables pour les sous-systèmes I et II, soit Γ_{sx_1} et Γ_{sx_2} les cycles limites qui les entourent de périodes respectives ω_1 et ω_2 . Soit $(\phi_s(t), \phi_{x_1}(t))$ et $(\psi_s(t), \psi_{x_2}(t))$ deux solutions périodiques correspondant respectivement à Γ_{sx_1} et Γ_{sx_2} . Il est à noter que $(\phi_s(t), \phi_{x_1}(t), 0)$ et $(\psi_s(t), 0, \psi_{x_2}(t))$ sont aussi des solutions périodiques de système (3.1) car les plans (s, x_1) et (s, x_2) sont invariants. Nous pouvons énoncer et démontrer le deuxième théorème de persistance uniforme suivant :

Théorème 4 *Supposons que les conditions (3.4), (3.7), (3.8), (3.9) sont satisfaites. Supposons aussi que les conditions d'instabilité (ii) des propositions (3.2.2) et (3.2.4) sont réalisées. Si de plus*

$$D < \int_0^{\omega_1} \frac{E\phi_s(t)}{1+B\phi_s(t)} \quad \text{et} \quad d < \int_0^{\omega_2} \frac{e\psi_s(t)}{1+b\psi_s(t)}.$$

Alors le système (3.1) est uniformément persistant.

preuve : La stabilité des solutions périodiques est déterminée par les multiplicateurs de Floquet.

(1) Soit la solution périodique $E_\phi = (\phi_s, \phi_{x_1}, 0)$. La stabilité orbitale de E_ϕ est déterminée par les multiplicateurs de Floquet pour l'équation variationnelle

$$\begin{aligned} \dot{\Phi}(t) &= J(E_\phi)\Phi(t), \\ \Phi(0) &= I. \end{aligned}$$

On sait déjà que le cycle limite correspondant est stable dans le plan (s, x_1) . Le multiplicateur de Floquet dans la direction x_2 est donné par

$$\exp \left[\frac{1}{\omega_1} \int_0^{\omega_1} \left(-D + \frac{E\phi_s(t)}{1+B\phi_s(t)} \right) dt \right].$$

Donc, si

$$D < \int_0^{\omega_1} \frac{E\phi_s(t)}{1 + B\phi_s(t)},$$

E_ϕ est orbitalement instable.

(2) Soit la solution périodique $E_\psi = (\psi_s, \psi_{x_1}, 0)$. La stabilité orbitale de E_ψ est déterminée par les multiplicateurs de Floquet pour l'équation variationnelle

$$\begin{aligned}\dot{\Phi}(t) &= J(E_\psi)\Phi(t), \\ \Phi(0) &= I.\end{aligned}$$

On sait aussi que le cycle limite correspondant est stable dans le plan (s, x_2) . Le multiplicateur de Floquet dans la direction x_1 est donné par

$$\exp \left[\frac{1}{\omega_2} \int_0^{\omega_2} \left(-d + \frac{e\psi_s(t)}{1 + b\psi_s(t)} \right) dt \right].$$

Donc, si

$$d < \int_0^{\omega_2} \frac{e\psi_s(t)}{1 + b\psi_s(t)},$$

E_ψ est orbitalement instable.

Pour obtenir une persistance uniforme de l'ensemble du système (3.1), nous utilisons aussi le Théorème de Butler et Waltman [5]. Nous devons assurer que les cycles limites et les équilibres du bord ne forment pas un cycle (chaîne fermée) sur le bord. Il n'y a pas d'orbites homoclines et les seules chaînes du bord sont $E_0 \rightarrow E_K \rightarrow \Gamma_{sx_1}$ et $E_{sx_1} \rightarrow \Gamma_{sx_1}$ sur le plan (s, x_1) et $E_0 \rightarrow E_K \rightarrow \Gamma_{sx_2}$ et $E_{sx_2} \rightarrow \Gamma_{sx_2}$ sur le plan (s, x_2) . Les cycles limite Γ_{sx_1} et Γ_{sx_2} étant attractifs sur ces plans, il ne peut y avoir de chaîne fermée. ■

Remarque 3.3.2 *Les conditions de la persistance uniforme pour les points d'équilibre au bord sont (3.12)(i) et (3.12)(ii).*

(a) Si $d = \frac{e\bar{s}}{1 + b\bar{s}}$ la condition (3.12)(ii) signifie que

$$\frac{e\bar{s}}{1 + b\bar{s}} < \frac{e\tilde{s}}{1 + b\tilde{s}},$$

car la fonction $\frac{es}{1 + bs}$ est croissante. C'est-à-dire, pour avoir la survie des deux consommateurs

il doit être $\bar{s} < \tilde{s}$.

(b) Si $C = 0$, le système n'est pas uniformément persistant. Comme $\bar{s} < \tilde{s}$, nous avons

$$\frac{E\bar{s}}{1+B\bar{s}} < \frac{E\tilde{s}}{1+B\tilde{s}}. \quad (3.14)$$

En outre, si $D = \frac{E\tilde{s}}{1+B\tilde{s}+Cx_2}$, la condition de (3.12)(ii) est équivalente à

$$\frac{E\tilde{s}}{1+B\tilde{s}+C\tilde{x}_2} < \frac{E\bar{s}}{1+B\bar{s}}. \quad (3.15)$$

Supposons que l'inégalité (3.14) est vérifiée, si l'on introduit la constante d'interférence C avec

$$C \geq \frac{\tilde{s} - \bar{s}}{\bar{s}\tilde{x}_2},$$

l'inégalité (3.15) est satisfaite et le système (3.1) est uniformément persistant.

(c) Remarquons que la preuve de dissipativité ne dépend pas de C . Donc, la quantité $\frac{\tilde{s} - \bar{s}}{\bar{s}\tilde{x}_2}$ doit être bornée en haut indépendante de la taille de C , même si \bar{s} et \tilde{x}_2 dépendent de C . Donc, on peut obtenir (3.15).

3.4 Simulation numérique

L'intérêt est d'établir que plusieurs consommateurs peuvent persister sur une seule ressource. Dans le cas de deux consommateurs, les résultats indiquent qu'un consommateur peut non seulement assurer à long terme sa propre survie mais aussi garantir la survie de l'autre. Pour illustrer numériquement, nous avons l'exemple suivant:

$$\begin{aligned} \dot{s} &= 1.5s \left(1 - \frac{s}{K}\right) - \frac{0.45sx_1}{1+0.35s} - \frac{0.55sx_2}{1+0.35s+0.2x_1} \\ \dot{x}_1 &= \left(-0.45 + \frac{0.55s}{1+0.35s}\right)x_1 \\ \dot{x}_2 &= \left(-0.45 + \frac{0.65s}{1+0.35s+0.2x_2}\right)x_2. \end{aligned}$$

Nous avons effectué une simulation numérique pour illustrer la persistance uniforme. Pour $K = 4$, les hypothèses du théorème 3 sont vérifiées et pour $K = 6$, les hypothèses du théorème

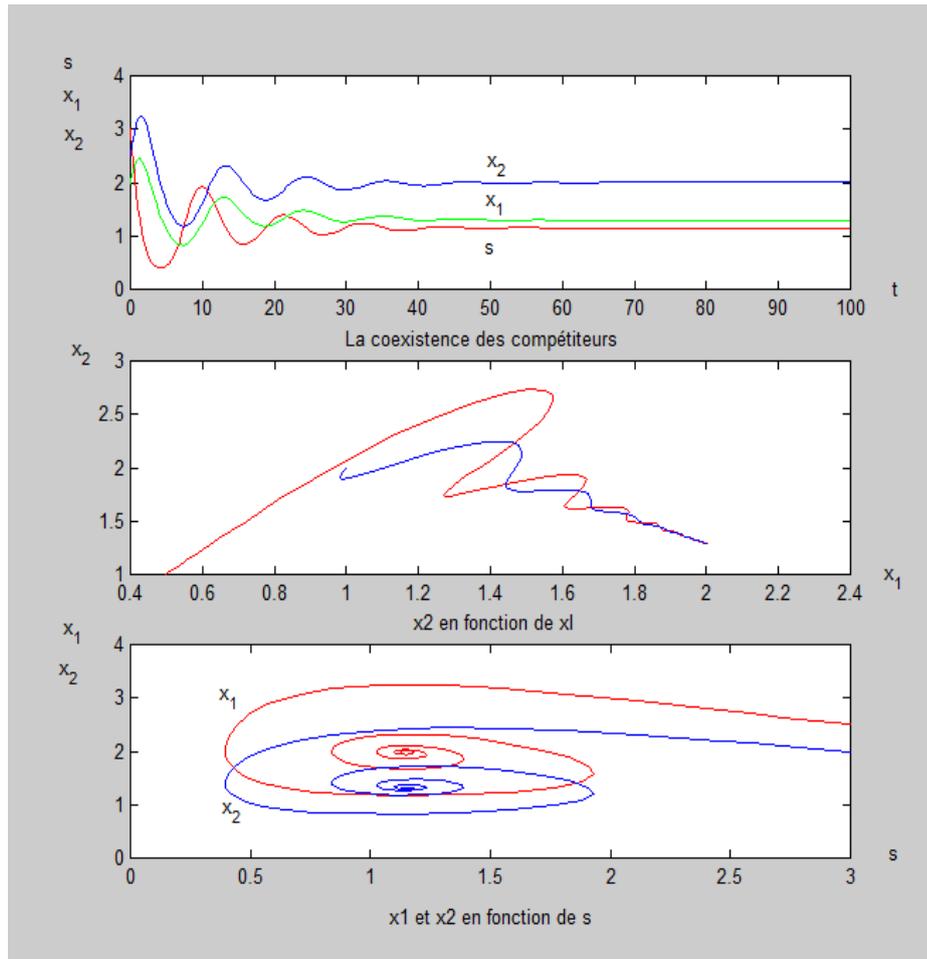


Figure 3-3: Simulation numérique pour le cas du théorème 3.

4 sont vérifiées. Sur les figures (3-3) et (3-4) on observe un exemple où les deux espèces de consommateurs peuvent coexister dans le sens de la persistance uniforme avec les mêmes conditions initiales $(s_0, x_{10}, x_{20}) = (3, 2.5, 2)$. Les figures (3-5) et (3-6) représentent le portrait de phase dans \mathbb{R}_+^3 avec les conditions initiales proche des plans. On y observe l'invasion du cône positif. Il semble que dans le premier cas il y a coexistence à l'équilibre et que dans le deuxième cas il y a coexistence autour d'un cycle limite dans \mathbb{R}_+^3 .

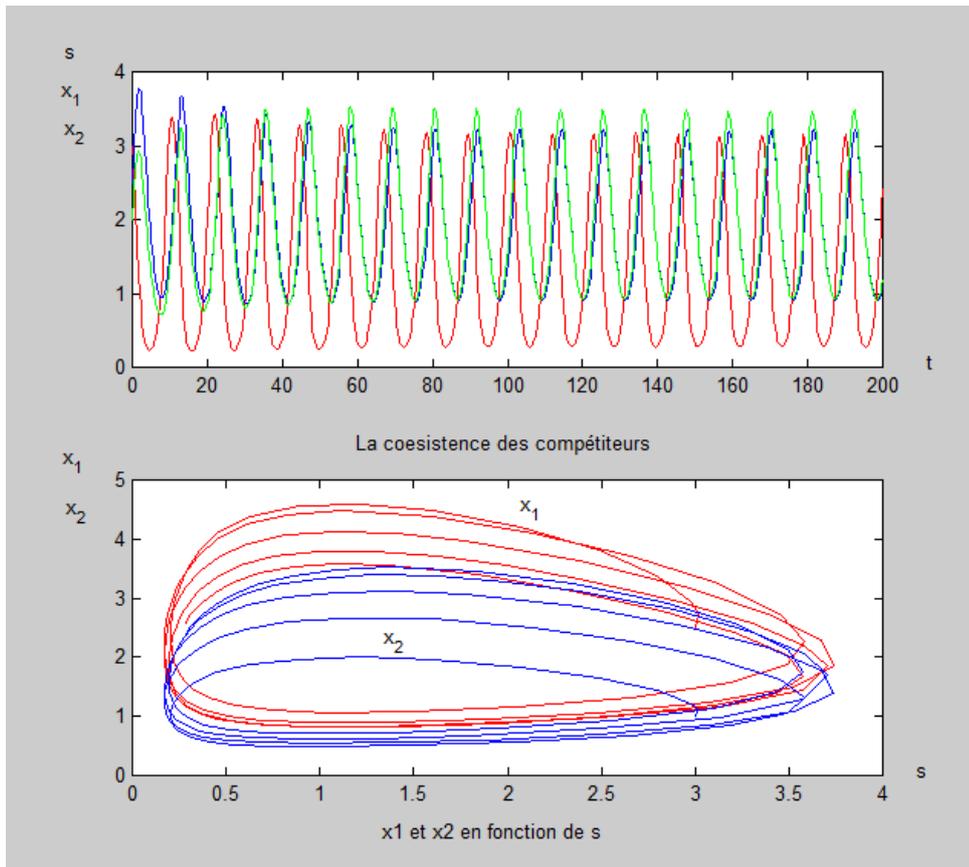


Figure 3-4: Simulation numérique pour le cas du théorème 4.

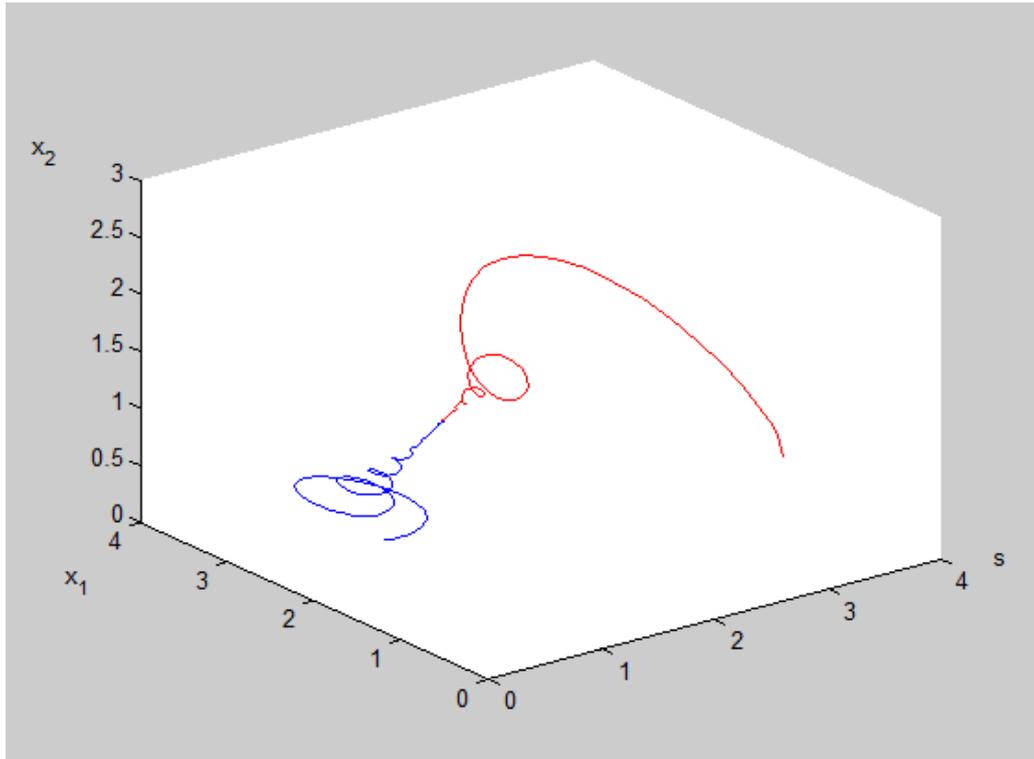


Figure 3-5: Coexistence à l'équilibre

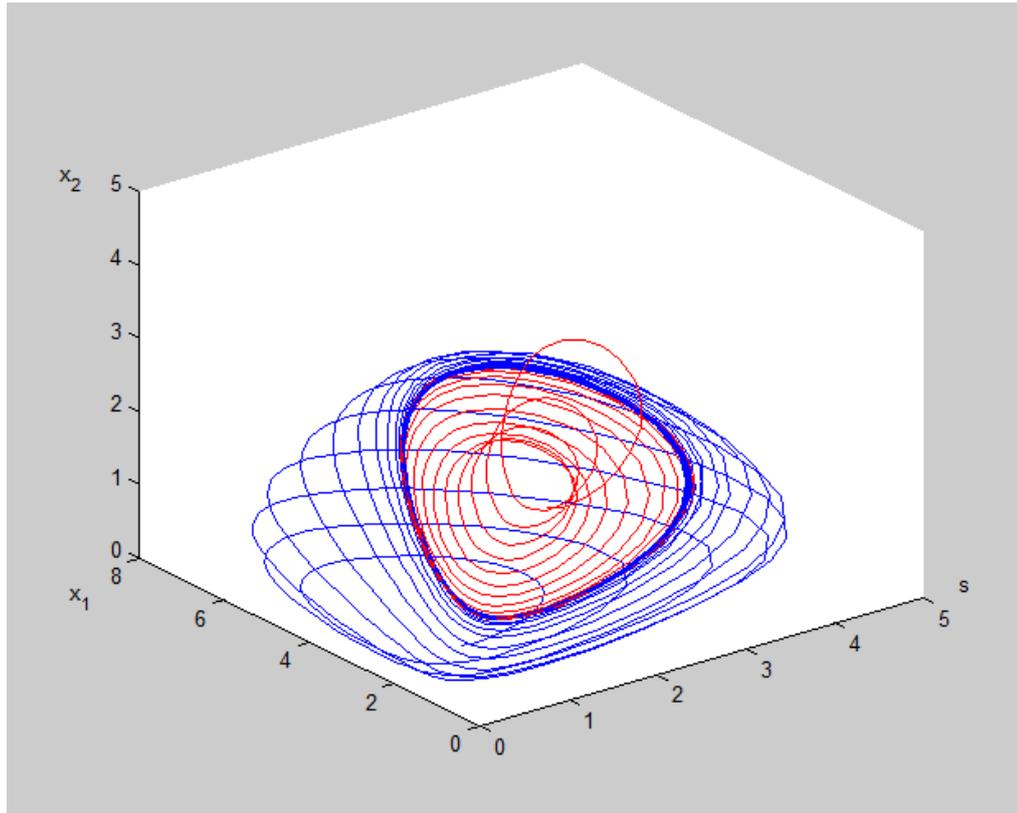


Figure 3-6: Coexistence autour d'un "cycle limite".

Bibliographie

- [1] R. A. Armstrong and R. McGehee, Competition exclusion, *Amer. Nature. Vol. 115*, pp.151-170, 1980.
- [2] R. Arditi and L. R. Ginzburg, Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence, *Journal of Theoretical Biology*, **139**, pp. 311–326, 1989.
- [3] J. R. Beddington, Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency, *J. Animal Ecol.* **44**, pp 331-340, 1975.
- [4] G. J. Butler and G. S. Wolkowicz, A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutriment uptake, *SIAM. J. Appl. Mat.*, Vol. **45**, pp. 138-151, 1985.
- [5] G. J. Butler and P. Waltman, Persistence in dynamical systems, *J. Differential Equations* **63**, pp 255-263, 1986.
- [6] G. J. Butler, H. I. Freedman and P. Waltman, Uniformly persistent systems, *Proc. Amer. Math. Soc.* **96**, pp 425-430, 1986.
- [7] R. S. Cantrell, C. Cosner and S. Ruan, Intraspecific interference and consumer-resource dynamics, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-Series B.*, Vol. **4**. Number **3**, pp. 527-546, 2004.
- [8] H. I. Freedman and P. Moson, Persistence and definitions and their connections, *Proc. Amer. Math. Soc.* **109**, pp 1025-1033, 1990.
- [9] H. I. Freedman, S. Ruan and M. Tang, Uniform persistence and flows near a closed positively invariant set, *J. Dynam. Differential Equations* **6**, pp 583-600, 1994.

- [10] G. Hardin, The competition exclusion principle, *S. Vol.* **131**, pp.1292-1298, 1960.
- [11] S. Hansen and S. Hubbell, Single-nutrient. microbial competition : qualitative agreement between experimental and theoretically forecast outcomes. *Science*, *Vol.* **207(28)**, pp. 1491-1493, 1980.
- [12] S.-B. Hsu, S. P. Hubbell and P. Waltman, Competing predators, *SIAM J. Appl. Math.* **35**, pp 617-625, 1978.
- [13] T.-W. Hwang, Global analysis of the predator-prey system with beddington-deAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.* **281**, pp 395-401, 2003.
- [14] T.-W. Hwang, Uniqueness of limit cycles of the predator-prey system with beddington-deAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.* **290**, pp 113-122, 2004.
- [15] S.-B. Hsu, S. Hubbell and P. Waltman, A mathematical theory of single-nutrient competition in continuous cultures of micro-organisms, *SIAM. J. Appl. Math* , *Vol.***32**, pp 366-383. 1981.
- [16] J. P. Grover, *Resource Competition*, Population and Community Biology Series, Chapman Hall. New-York, 1997.
- [17] C. Lobry, F. Mazenc and A Rapaport, Persistence in ecological models of competition for a single resource, *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser.I* **340**, pp 199-204, 2005.
- [18] C. Lobry, F. Mazenc and A Rapaport, Persistence in ratio-dependent models of consumer-resource dynamics, *Electronic Journal of Differential Equations* , *Conferences*, *Vol* **15** pp 211-220, 2007.
- [19] R. McGehee and R. A. Armstrong, Mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion, *J. Differential Equations.* **23**, pp 30-92, 1977.
- [20] N. S. Panikov, *Microbial Growth Kinetics*, Chapman Hall, New-York, 1995.
- [21] H. L. Smith and P. Waltman, *The Theory of the Chemostat*, Cambridge University Press, 1995.

- [22] H. R. Thieme, Uniform persistence and permanence for non-autonomous semiflows in population biology, *Math. Biosci.* **166**, pp 173-201, 2000.