



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

**UNIVERSITE ABOU-BEKR BELKAID – TLEMCCEN**

# MEMOIRE

Présenté à :

FACULTE DES SCIENCES – DEPARTEMENT DE MATHEMATIQUES

Pour l'obtention du diplôme de :

**MASTER**

Spécialité: *Modélisation mathématique des systèmes complexes (MMSC)*

Par :

**KHERBOUCHE Nawal**

Sur le thème

---

## Modèle de chemostat avec entrée de biomasse et fonctions de Lyapounov polytopiques

---

Soutenu publiquement le 23 Juin 2016 à Tlemcen devant le jury composé de :

M. MESK Mohammed	Maître de Conférences B	Université de Tlemcen	Président
M. YADI Karim	Professeur	Université de Tlemcen	Encadreur
M. MOUSSAOUI Ali	Professeur	Université de Tlemcen	Examinateur
M. BORSALI Fethi	Maître de Conférences B	Université de Tlemcen	Examinateur

---

À mes chers parents ;

À mes sœurs Samia, Aicha et Amel ;

À toute ma famille ;

À toutes mes amies.

---

## **Remerciements**

Je voudrais adresser ici en tout premier lieu mes sincères remerciements à Monsieur YADI Karim pour son aide généreuse et sa grande patience qui m'ont permis d'améliorer diverses parties de ce mémoire.

Je m'adresse aussi à tous les membres du jury qui ont accepté de lire et évaluer ce travail malgré leurs multiples tâches.

Je ne peux pas conclure sans remercier ma famille qui n'a jamais cessé de me soutenir.

Enfin, j'adresse mes plus sincères remerciements à tous mes proches et amies qui m'ont toujours soutenu et encouragé au cours de la réalisation de ce mémoire.

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction au modèle du chemostat</b>	<b>1</b>
1.1	Principe du chemostat . . . . .	1
1.2	Modèle classique du chemostat . . . . .	2
1.3	Exclusion compétitive . . . . .	3
1.4	Objectif du travail . . . . .	4
<b>2</b>	<b>Le modèle avec deux espèces</b>	<b>6</b>
2.1	Bornitude et positivité des solutions . . . . .	7
2.2	Équilibres et stabilité locale . . . . .	8
2.3	Comportement global du modèle réduit . . . . .	10
2.4	Comportement asymptotique du modèle (2.2) . . . . .	12
<b>3</b>	<b>Cas de <math>n</math> espèces et fonctions de Lyapounov polytopiques</b>	<b>14</b>
3.1	Équilibres et persistance des espèces inférieures . . . . .	14
3.2	Le modèle en l'absence de l'espèce supérieure . . . . .	18
3.3	Résultats de persistance uniforme . . . . .	21
3.3.1	Persistance uniforme du modèle complet . . . . .	21
3.3.2	Persistance uniforme à l'équilibre . . . . .	22
3.4	Simulations numériques . . . . .	27
3.4.1	Première simulation . . . . .	27
3.4.2	Deuxième simulation . . . . .	28
3.4.3	Troisième simulation . . . . .	29
	<b>Appendices</b>	<b>31</b>
<b>A</b>	<b>Notions biologiques</b>	<b>32</b>
A.1	Quelques définitions biologiques . . . . .	32

## TABLE DES MATIÈRES

---

A.2	Élaboration du modèle du chemostat . . . . .	33
<b>B</b>	<b>Outils mathématiques</b>	<b>35</b>
B.1	Fonction de Lyapounov moyenne . . . . .	35
B.2	Théorèmes de convergence . . . . .	35
	<b>Table des figures</b>	<b>37</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>38</b>

# Chapitre 1

## Introduction au modèle du chemostat

Dans ce chapitre , nous décrivons un système qui modélise la dynamique de plusieurs espèces, en l'occurrence plusieurs micro-organismes, en compétition pour un seul substrat. En annexe, nous donnons la terminologie de quelques notions biologiques rencontrées dans ce mémoire.

### 1.1 Principe du chemostat

Le chemostat est un appareil de laboratoire pour la culture continue des *micro-organismes* [1, 5]. Il se présente comme une enceinte remplie d'une solution aqueuse dans laquelle on laisse se développer des micro-organismes sur des *substrats* dont certains sont dits limitants. Un substrat est dit limitant si son effet sur la croissance des micro-organismes est effectif. Un substrat non limitant est par définition abondant et ne fait pas l'objet d'une compétition des espèces. Les substrats pénètrent dans le chemostat de volume constant  $V$  avec un débit constant  $d$  et avec une concentration constante  $S_{in}$ . A la sortie, avec donc le même débit, la solution contient aussi bien du substrat que de *la biomasse*. Dans la modélisation de la croissance des biomasses dans le chemostat, le rapport du débit  $d$  au volume  $V$  sera noté  $D$  et est appelé *taux de dilution* (exprimé en  $\text{jour}^{-1}$  par exemple ). Le chemostat contient un agitateur qui nous permet d'assurer l'homogénéité de la culture. Nous renvoyons le lecteur à l'annexe A.2 pour l'explication de

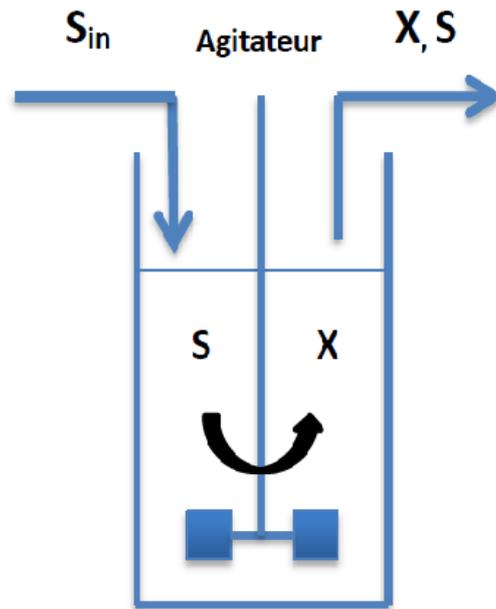


FIGURE 1.1 – Schéma d'un chemostat.

l'élaboration du modèle.

## 1.2 Modèle classique du chemostat

Les équations classiques décrivant les réactions dans le chemostat en mode continu sont résumées dans le modèle

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} f_i(S) x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = x_i (f_i(S) - D), i = 1, \dots, n \end{cases} \quad (1.1)$$

où

$S_{in}$  : la concentration entrante,

$S$  : la concentration du substrat,

$x_i$  : la concentration de la  $i^{\text{ème}}$  espèce,

$D$  : le taux de dilution,

$f_i$  : le taux de croissance de la  $i^{\text{ème}}$  espèce,

$\gamma_i$  : la constante de rendement.

Dans ce qui suit,  $f_i: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ ,  $D$  et  $S_{in}$  vérifient les conditions suivantes :

1. Les fonctions  $f_i$  sont continûment différentiables, strictement croissantes et  $f_i(0) = 0$ .
2. L'équation  $f_i(S) = D$  admet une seule solution  $\lambda_i \in ]0, S_{in}[$  avec  $i = 1, \dots, n$ . La quantité  $\lambda_i$  est appelée *seuil de rentabilité* (break-even concentration en anglais).
3. Les seuils de rentabilité  $\lambda_i = f_i^{-1}(D)$  vérifient :

$$0 < \lambda_n < \lambda_{n-1} < \dots < \lambda_1 < S_{in}$$

### 1.3 Exclusion compétitive

Le comportement asymptotique du système (1.1) est décrit par *le principe d'exclusion compétitive*.

**Proposition 1.3.1** (*Principe d'Exclusion Compétitive*)[5]

Supposons que les conditions (1, 2 et 3) sont satisfaites et que  $x_i(0) > 0$  pour  $i = 1, \dots, n$ , alors la solution de (1.1) satisfait :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (S(t), x_1(t), \dots, x_{n-1}(t), x_n(t)) = (\lambda_n, 0, \dots, 0, \gamma_n[S_{in} - \lambda_n]).$$

Par cette proposition on conclut que l'espèce qui a le plus faible seuil de rentabilité va persister, alors que les autres vont vers l'extinction.

Bien que l'exclusion compétitive a été prouvée expérimentalement, on observe la persistance dans plusieurs *écosystèmes*. Cette dualité a stimulé de nombreux travaux pour expliquer ce phénomène. Nous pouvons citer par exemple les approches suivantes (voir les références dans [3])

- Les variables d'entrée sont fonction du temps : modèles où  $S_{in}$ ,  $D$  ou  $\gamma_i$  deviennent des fonctions du temps.
- Les variables d'entrée sont fonction de l'état : modèles où  $D$  devient une fonction des variables d'état, dans le cadre de la théorie du contrôle.
- Le milieu liquide est hétérogène : modèles d'EDP ou équation du gradostat.
- Autre approches : floculation , multi-substrat, entrée impulsive de la concentration en substrat , compétition intra-spécifique, etc.

## 1.4 Objectif du travail

Le présent travail est une synthèse d'un article de Robledo, Grognard, Gouzé, apparu en 2012 dans *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, sous le titre *Global stability for a model of competition in the chemostat with microbial inputs* [3]. Nous renvoyons le lecteur aux références se trouvant dans cet article.

Les auteurs partent du modèle classique du chemostat de compétition de  $n$  espèces sur un substrat (1.1) sous les hypothèses (1, 2, 3) pour lequel l'espèce supérieure ' $x_n$ ' emporte la compétition tandis que les autres espèces, dites inférieures, ne survivent pas selon le principe d'exclusion compétitive. Leur stratégie consiste alors à ajouter continûment des concentrations fixées  $x_i^0$  pour tout  $i = 1, \dots, n - 1$  à la concentration des espèces inférieures à l'entrée du chemostat. L'idée naturelle est que le renforcement des espèces perdantes peut changer l'issue de la compétition. En fait les auteurs démontrent la coexistence de toutes les espèces pourvu que les quantités  $x_i^0$  ne dépassent pas un certain seuil au-delà duquel l'espèce dominante ' $x_n$ ' est lessivée du chemostat. Pour établir la stabilité globale on utilise des fonctions de Lyapounov dites *polytopiques*, ce qui représente une originalité de l'article (voir aussi [2]). Le modèle devient

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} f_i(S)x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = x_i(f_i(S) - D) + Dx_i^0, \quad i = 1, \dots, n - 1 \\ \frac{dx_n}{dt} = x_n(f_n(S) - D) \end{cases} \quad (1.2)$$

Dans ce cas  $S^0$  représente la concentration initiale du substrat et elle est définie par :

$$S^0 := S_{in} - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i^0 \quad (1.3)$$

Le chapitre 2 sera consacré au cas  $n = 2$ . Il est étudié à part car une procédure de réduction permettra d'utiliser les propriétés des systèmes planaires pour arriver à notre fin. C'est dans le chapitre 3 que des outils nouveaux, tels que les fonctions de Lyapounov polytopiques et moyenne seront introduits pour démontrer la possibilité de la coexistence en-deçà d'un certain

seuil. Des simulations numériques dans le paragraphe 3.4 illustreront les résultats obtenus.

# Chapitre 2

## Le modèle avec deux espèces

Dans ce chapitre on se propose d'étudier d'abord le systèmes (1.2) pour  $n = 2$ , c'est-à-dire :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = D(S^0 - S) - \frac{1}{\gamma_1}f_1(S)x_1 - \frac{1}{\gamma_2}f_2(S)x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} = x_1(f_1(S) - D) + Dx_1^0 \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(f_2(S) - D) \end{cases} \quad (2.1)$$

où  $S^0 := S_{in} - \gamma_1^{-1}x_1^0$ . L'idée est de souligner que la méthode qui sera utilisée dans le cas de  $n$  quelconque est évitable dans ce cas particulier où il suffira d'utiliser, après réduction, les théorèmes classiques des systèmes différentiels planaires. Rappelons que le système (2.1) vérifie les conditions suivantes :

- Les fonctions  $f_i$  sont continûment différentiables, strictement croissantes et  $f_i(0) = 0$  pour  $i = 1, 2$ .
- Les seuils de rentabilité  $\lambda_1 := f_1^{-1}(D)$  et  $\lambda_2 := f_2^{-1}(D)$  vérifient

$$0 < \lambda_2 < \lambda_1 < S^0.$$

La seconde hypothèse signifie que, lorsque  $x_1^0 = 0$ , c'est la seconde espèce qui emporte la compétition. Moyennant un changement de variable consistant à remplacer  $\frac{x_i}{\gamma_i}$  par  $x_i$  et  $\frac{x_1^0}{\gamma_1}$  par  $x_1^0$ , on obtient le système suivant où l'on s'est débarrassé des constantes de rendement :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = D(S^0 - S) - f_1(S)x_1 - f_2(S)x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} = x_1(f_1(S) - D) + Dx_1^0 \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(f_2(S) - D) \end{cases} \quad (2.2)$$

## 2.1 Bornitude et positivité des solutions

Dans ce qui suit, on montre que les solutions sont positives et bornées, c'est-à-dire que le modèle (2.2) est *dissipatif*.

**Proposition 2.1.1** *Le cône positif  $\mathbb{R}_+^3$  ainsi que le plan  $\{x_2 = 0\}$  sont positivement invariants pour le système (2.2). De plus les solutions positives sont asymptotiquement bornées.*

**Preuve** Si  $S = 0$ , alors  $\dot{S} = DS_0 > 0$  et lorsque  $x_1 = 0$ ,  $\dot{x}_1 = Dx_1^0 > 0$ . De plus la solution de l'équation différentielle  $\dot{x}_2 = x_2(f_2(S) - D)$  est donnée par :  $x_2(t) = x_2(0)e^{\int_0^t (f_2(S) - D) du}$  donc  $x_2(t) \geq 0$ . Ainsi, le cône positif est positivement invariant. De plus, le plan  $\{x_2 = 0\}$  est clairement invariant.

Posons à présent

$$\Sigma := S + x_1 + x_2 - S_{in} \quad (2.3)$$

En exploitant les équations du système (2.2) pour lequel on choisit des conditions initiales strictement positives, on obtient  $\dot{\Sigma} = -D\Sigma$ , de solution  $\Sigma(t) = \Sigma(0)e^{-Dt}$ . Puisque  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) = 0$ , alors  $\Sigma(t)$  est bornée ( $\Sigma(t) \leq \Sigma(0)$ ). On a alors  $S + x_1 + x_2 \leq \Sigma(0) + S_{in} < \infty$ , ce qui implique que les solutions sont bornées.

□

Le modèle (2.2) s'écrit, sous le changement de variable (2.3),

$$\begin{cases} \dot{\Sigma} = -D\Sigma \\ \dot{x}_1 = x_1(f_1(\Sigma + S_{in} - x_1 - x_2) - D) + Dx_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_2(f_2(\Sigma + S_{in} - x_1 - x_2) - D) \end{cases} \quad (2.4)$$

La solution de la première equation de (2.4) étant  $\Sigma(t) = \Sigma(0)e^{-Dt}$ , on obtient le système non autonome suivant

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(f_1(\Sigma(t) + S_{in} - x_1 - x_2) - D) + Dx_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_2(f_2(\Sigma(t) + S_{in} - x_1 - x_2) - D) \end{cases} \quad (2.5)$$

Une réduction va s'effectuer dans le cadre de la théorie des systèmes asymptotiquement non autonomes, qui dit que, sous certaines conditions, le comportement asymptotique du système (2.5) est le même que celui du modèle

'réduit' (voir théorème B.2.2 en annexe)

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(f_1(S_{in} - x_1 - x_2) - D) + Dx_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_2(f_2(S_{in} - x_1 - x_2) - D) \end{cases} \quad (2.6)$$

obtenu en remplaçant  $\Sigma(t)$  par sa limite. On se propose donc d'étudier le modèle réduit, dans l'espace  $\mathcal{D}_2 = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 : x_1 + x_2 \leq S_{in}\}$

## 2.2 Équilibres et stabilité locale

Les deux propositions suivantes concernent respectivement la recherche des points d'équilibre de (2.6) et l'étude de leur stabilité locale.

**Proposition 2.2.1** 1. *Le système (2.6) admet un seul point d'équilibre au bord  $E_0 = (\bar{x}_1, 0)$  avec  $\bar{x}_1$  dans l'intervalle  $]S_{in} - \lambda_1, S_{in}[$ .*

2. *Si  $S_{in} - \lambda_2 > \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)}$ , alors le système (2.6) admet en plus un point d'équilibre intérieur,  $E_1 = (x_1^*, x_2^*)$  avec*

$$x_1^* = \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)}, \quad x_2^* = S_{in} - \lambda_2 - \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)}.$$

**Preuve** Les points d'équilibre sont solutions des isoclines nulles

$$\begin{cases} x_1(f_1(S_{in} - x_1 - x_2) - D) + Dx_1^0 = 0 \\ x_2(f_2(S_{in} - x_1 - x_2) - D) = 0 \end{cases} \quad (2.7)$$

La deuxième équation donne  $x_2 = 0$  ou  $S_{in} - x_1 - x_2 = \lambda_2$ .

1.  $x_2 = 0$  : la première équation de (2.7) devient  $x_1(f_1(S_{in} - x_1) - D) + Dx_1^0 = 0$ .

On remarque que cette équation peut s'écrire :  $x_1 - g(x_1) = 0$  où  $g$  est la fonction continue définie par  $g(x_1) = \frac{Dx_1^0}{D - f_1(-x_1 + S_{in})}$ . Cherchons un point fixe de  $g$  c'est-à-dire une racine de la fonction  $h$  définie par  $h(x_1) = x_1 - g(x_1)$ . On vérifie que

$$h(S_{in}) = S_{in}^0 > 0 \quad \text{et} \quad \lim_{x_1 \rightarrow S_{in} - \lambda_1} h(x_1) = -\infty$$

D'après le théorème des valeurs intermédiaires, on déduit que l'équation  $h(x_1) = 0$  admet au moins une solution dans l'intervalle  $]S_{in} - \lambda_1, S_{in}[$ .

De plus,  $h'(x_1) = 1 + Dx_1^0 \frac{f_1'(S_{in} - x_1)}{(D - f_1(S_{in} - x_1))^2} > 0$ , car  $f_1'$  est positive par

hypothèse. D'où l'unicité du point fixe de  $g$  noté  $\bar{x}_1$ , dans l'intervalle  $]S_{in} - \lambda_1, S_{in}[$ . Notons qu'en dehors de cet intervalle, la fonction  $h$  reste strictement positive. Ceci donne le seul point d'équilibre  $E_0 = (\bar{x}_1, 0)$ .

2.  $\lambda_2 = S_{in} - x_1 - x_2$  : De la première équation du système (2.7) on déduit que

$$x_1^* = \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)}.$$

Cette quantité est strictement positive car  $Dx_1^0 > 0$  et  $D - f_1(\lambda_2) > 0$  par hypothèse. De là

$$x_2^* = S_{in} - \lambda_2 - x_1^* = S_{in} - \lambda_2 - \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)}.$$

Cette composante est strictement positive si

$$S_{in} - \lambda_2 > \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)} \quad (2.8)$$

On obtient sous cette importante condition l'équilibre intérieur  $E_1 = (x_1^*, x_2^*)$ .

□

**Remarque** Si on a  $S_{in} - \lambda_2 = \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)}$ , on obtient  $E^* = E_0 = E_1 = (S_{in} - \lambda_2, 0)$ .

**Proposition 2.2.2 .**

- Si la condition (2.8) est vérifiée,  $E_0$  est un point-selle pour le système (2.6), de séparatrice stable l'axe des  $x_1$  positifs, et l'équilibre intérieur  $E_1$  est localement asymptotiquement stable.
- Si l'inégalité de la condition (2.8) est inversée, alors  $E_0$  est un nœud attractif .

**Preuve** La linéarisation autour d'un point  $x = (x_1, x_2)$  nous donne la matrice Jacobienne suivante :

$$J(E) = \begin{pmatrix} f_1(b) - D - x_1(f_1'(b)) & -x_1(f_1'(b)) \\ -x_2(f_2'(b)) & f_2(b) - D - x_2(f_2'(b)) \end{pmatrix}$$

où  $b = S_{in} - x_1 - x_2$

Delà,

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} f_1(S_{in} - \bar{x}_1) - D - \bar{x}_1(f'_1(S_{in} - \bar{x}_1)) & -\bar{x}_1 f'_1(S_{in} - \bar{x}_1) \\ 0 & f_2(S_{in} - \bar{x}_1) - D \end{pmatrix}$$

Une première valeur propre de cette matrice est donnée par  $\mu_1 = f_1(S_{in} - \bar{x}_1) - D - \bar{x}_1(f'_1(S_{in} - \bar{x}_1)) < 0$  car  $f_1(S_{in} - \bar{x}_1) - D = f_1(S_{in} - \bar{x}_1) - f_1(\lambda_1) < 0$ . En effet, puisque  $\bar{x}_1 \in ]S_{in} - \lambda_1, S_{in}[$ , alors  $S_{in} - \bar{x}_1 \in ]0, \lambda_1[$  et  $f_1$  est une fonction strictement croissante.

D'autre part, l'autre valeur propre  $\mu_2 = f_2(S_{in} - \bar{x}_1) - D$  est strictement positive si est seulement si la condition (2.8) est vérifiée. En effet,  $\mu_2 = f_2(S_{in} - \bar{x}_1) - D = f_2(S_{in} - \bar{x}_1) - f_2(\lambda_2)$ . Dans ce cas  $E_0$  est un point-selle de séparatrice stable l'axe des  $x_1$  positifs. Si l'inégalité (2.8) est inversée, alors  $\mu_2 < 0$  et par conséquent  $E_0$  est un nœud attractif.

Calculons à présent  $J(E_1)$ , ainsi que son déterminant et sa trace :

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} f_1(\lambda_2) - D - x_1^* f'_1(\lambda_2) & -x_1^* f'_1(\lambda_2) \\ -x_2^* f'_2(\lambda_2) & -x_2^* f'_2(\lambda_2) \end{pmatrix}$$

$$\begin{aligned} Det J(E_1) &= [f_1(\lambda_2) - D - x_1^* f'_1(\lambda_2)][-x_2^* f'_2(\lambda_2)] - x_1^* x_2^* f'_1(\lambda_2)(f'_2 \lambda_2) \\ &= \dots \\ &= [D - f_1(\lambda_2)] x_2^* f'_2(\lambda_2) > 0 \end{aligned}$$

et

$$Tr J(E_1) = f_1(\lambda_2) - D - x_1^* f'_1(\lambda_2) - x_2^* f'_2(\lambda_2) < 0$$

Le point d'équilibre  $E_1$  est donc localement asymptotiquement stable.

□

**Remarque** En définitive, quand le point  $E_1$  existe, il est asymptotiquement stable et  $E_0$ , qui existe toujours, est un point-selle tandis que si  $E_0$  est asymptotiquement stable,  $E_1$  n'existe pas.

## 2.3 Comportement global du modèle réduit

Le théorème suivant est un résultat de stabilité globale pour le système 'réduit' (2.6).

**Théorème 2.3.1 .**

1. Si  $S_{in} - \lambda_2 < \frac{Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_2)}$ , alors l'unique équilibre  $E_0$  de (2.6) est globalement asymptotiquement stable.
2. Si la condition (2.8) est vérifiée, alors  $E_1$  est globalement asymptotiquement stable pour toute condition initiale strictement positive et  $E_0$  est un point-selle.

**Preuve** Nous allons d'abord montrer que le système (2.6) n'admet pas de cycle limite dans le cône positif. Auquel cas, si la condition (2.8) est satisfaite, sachant que l'équilibre intérieur  $E_1$  existe et qu'il est localement asymptotiquement stable d'après la proposition (2.2.2) et sachant que l'autre équilibre au bord  $E_0$  est un point-selle de séparatrice instable allant vers l'intérieur du cône positif, on déduit la stabilité asymptotique globale de  $E_1$  pour toute condition initiale strictement positive. D'où le point (2) du théorème. Pour le point (1), l'unique équilibre, localement asymptotiquement stable  $E_0$  étant sur le bord, il ne peut être entouré d'un cycle limite et est donc globalement asymptotiquement stable. Tout cela est possible car les solutions sont toutes bornées ce qui permet d'utiliser le théorème de Poincaré-Bendixon.

On sait que  $x_i(t) > 0$  si  $x_i(0) > 0$ . Il existe donc une fonction réelle  $\eta_i(\cdot)$  telle que  $x_i(t) = e^{\eta_i(t)}$ , ( $i = 1, 2$ ). En appliquant ce changement de variable, le système (2.6) devient

$$\begin{cases} \dot{\eta}_1 = f_1(S_{in} - e^{\eta_1} - e^{\eta_2}) - D + Dx_1^0 e^{-\eta_1} =: h_1(\eta_1, \eta_2) \\ \dot{\eta}_2 = f_2(S_{in} - e^{\eta_1} - e^{\eta_2}) - D =: h_2(\eta_1, \eta_2) \end{cases} \quad (2.9)$$

On a :

$$\frac{\partial h_1}{\partial \eta_1} + \frac{\partial h_2}{\partial \eta_2} = -e^{\eta_1} f_1'(S_{in} - e^{\eta_1} - e^{\eta_2}) - Dx_1^0 e^{-\eta_1} - e^{\eta_2} f_2'(S_{in} - e^{\eta_1} - e^{\eta_2}) < 0$$

D'après le critère négatif de Bendixson appliqué dans n'importe quel compact simplement connexe, on déduit que le système (2.9), donc aussi (2.6), n'admet pas de cycle limite.

□

## 2.4 Comportement asymptotique du modèle (2.2)

Pour montrer que les trajectoires positives du modèle (2.4) (donc de (2.2)) convergent toutes vers l'équilibre  $(0, x_1^*, x_2^*)$  (donc  $\tilde{E}_1 = (\lambda_2, x_1^*, x_2^*)$  pour (2.2)), on applique le théorème de convergence de Thieme (B.2.2) en annexe. Il suffit de choisir (B.3) comme étant (2.4), (B.4) comme étant (2.6) et  $\Omega = \mathcal{D}_2$ .

**Théorème 2.4.1** *Si  $S_{in} - \lambda_2 > \frac{Dx_i^0}{D - f_1(\lambda_2)}$  alors le point d'équilibre  $\tilde{E}_1$  est globalement asymptotiquement stable pour le systèmes (2.2) pour toute solution  $(S(t), x_1(t), x_2(t))$  telle que  $S(0) > 0, x_1(0) \geq 0, x_2(0) > 0$ .*

**Preuve** Les conditions (H1) et (H2) du théorème (B.2.2) sont clairement vérifiées. Le système (2.6) admet deux points d'équilibre  $E_1$  et  $E_0$ .

Les variétés stables des points d'équilibre sont :

$$\begin{aligned} \mathcal{M}^+(E_0) &= \mathcal{D}_1 \text{ avec } \dim \mathcal{M}^+(E_0) = 1 \\ \mathcal{M}^+(E_1) &= \mathcal{D}_2 \setminus \mathcal{D}_1 \text{ avec } \dim \mathcal{M}^+(E_1) = 2 \\ \text{et on a } &\mathcal{M}^+(E_0) \cup \mathcal{M}^+(E_1) = \mathcal{D}_2 = \Omega \end{aligned}$$

D'où les conditions (H3) et (H4) du théorème. On ne peut avoir une chaîne fermée formée par les points  $E_1$  avec  $E_0$  car  $E_1$  ne peut pas être un point  $\alpha$ -limite d'aucune trajectoire. Pour la même raison, il ne peut y avoir d'orbite homocline en  $E_1$ . D'autre part une orbite homocline en  $E_0$  est soit contenue entièrement dans le plan invariant  $\mathcal{D}_1$  soit contenue dans  $\mathcal{D}_2 \setminus \mathcal{D}_1$ . Le premier cas est impossible car sur  $\mathcal{D}_1$  le point  $E_0$  ne peut être un point  $\alpha$ -limite d'aucune trajectoire. Le deuxième point est impossible car  $\mathcal{D}_2 \setminus \mathcal{D}_1$  est la variété stable de  $E_1$ . D'après le théorème (B.2.2), les trajectoires du système (2.2) convergent vers l'équilibre  $\tilde{E}_1$  pour toutes condition initiale telle que  $S(0) > 0, x_1(0) \geq 0, x_2(0) > 0$ .

□

Dans le cas où l'équilibre intérieur n'existe pas, on a le résultat :

**Théorème 2.4.2** *Si  $S_{in} - \lambda_2 < \frac{Dx_i^0}{D - f_1(\lambda_2)}$ , le point d'équilibre  $\tilde{E}_0 = (\bar{S}, \bar{x}_1, 0)$  est globalement asymptotiquement stable pour le systèmes (2.2) pour toute solution  $(S(t), x_1(t), x_2(t))$  telle que  $S(0) > 0, x_1(0) \geq 0, x_2(0) > 0$ .*

**Preuve** On applique le théorème B.2.1 de l'annexe, où on choisit (B.2) comme étant (2.4) et  $\dot{y} = g(y)$  comme étant  $\dot{\Sigma} = -D\Sigma$ .

L'équation différentielle  $\dot{\Sigma} = -D\Sigma$  admet un unique point d'équilibre  $\Sigma^* = 0$ , qui est globalement asymptotiquement stable. D'autre part si on a  $S_{in} - \lambda_2 < \frac{Dx_i^0}{D - f_1(\lambda_2)}$ , le point d'équilibre  $E_0$  est globalement asymptotiquement stable pour le système (2.6) (le système (2.6) représente le système  $\dot{x} = f(x, y^*)$  du théorème) d'après le théorème (2.3.1).

De plus toutes les solutions positives du système (2.4) (c'est-à-dire (2.1) avec le changement de variable (2.3)) sont bornées d'après la proposition (2.1.1). Toutes les conditions du lemme de séparation sont satisfaites, alors le point  $(0, \bar{x}_1, 0)$  est globalement asymptotiquement stable pour le système (2.4) (c'est-à-dire le point  $(\bar{S}, \bar{x}_1, 0)$  pour le système (2.2)).

□

# Chapitre 3

## Cas de $n$ espèces et fonctions de Lyapounov polytopiques

Dans ce chapitre on se propose d'étudier le modèle

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} f_i(S) x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = x_i(f_i(S) - D) + Dx_i^0, \quad i = 1, \dots, n-1 \\ \frac{dx_n}{dt} = x_n(f_n(S) - D) \end{cases} \quad (3.1)$$

avec  $n$  espèces en compétition sous les hypothèses (1),(2) et (3) du premier chapitre (modèle (1.2)). Rappelons que les  $x_i^0$ ,  $i = 1, \dots, n-1$ , sont des entrées continues de la  $i^{\text{ème}}$  espèce sans lesquelles la  $n^{\text{ème}}$  espèce remporte la compétition et que

$$S^0 = S_{in} - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i^0. \quad (3.2)$$

### 3.1 Équilibres et persistance des espèces inférieures

Commençons par trouver les points d'équilibre de (1.2).

**Lemme 3.1.1** *Supposons que les conditions (1),(2) et (3) sont vérifiées, alors :*

(i) *Le modèle (3.1) admet un unique équilibre  $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_{n-1}, 0)$  dans  $\partial\mathbb{R}_+^{n+1}$  avec*

$$\bar{x}_i = \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\bar{S})} \quad (3.3)$$

où  $\bar{S}$  est la solution unique de l'équation

$$g(S) := D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} f_i(S) \bar{x}_i = 0 \quad (3.4)$$

(ii) Le modèle (3.1) admet un unique équilibre  $E^*$  intérieur défini par

$$E^* = (\lambda_n, x_1^*, \dots, x_{n-1}^*, x_n^*)$$

avec

$$x_i^* = \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)}, \quad i = 1, \dots, n-1 \quad (3.5)$$

et

$$x_n^* = \gamma_n(S_{in} - \lambda_n - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i^*) \quad (3.6)$$

si et seulement si

$$\sum_{i=1}^{n-1} \frac{\gamma_i^{-1} Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} < S_{in} - \lambda_n \quad (3.7)$$

(iii) Si on a l'égalité

$$\sum_{i=1}^{n-1} \frac{\gamma_i^{-1} Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} = S_{in} - \lambda_n \quad (3.8)$$

alors  $\bar{E} = E^* = (\lambda_n, x_1^*, \dots, x_{n-1}^*, 0)$ .

**Preuve** Les points d'équilibre sont solutions de

$$\begin{cases} D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} f_i(S) x_i = 0 \\ x_i(f_i(S) - D) + Dx_i^0 = 0, \quad i = 1, \dots, n-1 \\ x_n(f_n(S) - D) = 0 \end{cases} \quad (3.9)$$

A partir de la 3<sup>ème</sup> équation on distingue les cas suivants :

Cas où  $x_n = 0$  : Pour montrer que l'équation  $g(S) = 0$  admet au moins une solution sur l'intervalle  $]0, \lambda_{n-1}[$  il suffit de voir que  $g(0) = DS^0 > 0$  car  $f_i(0) = 0, S^0 > 0$  et  $D > 0$  et que  $\lim_{S \rightarrow \lambda_{n-1}} g(S) = -\infty$ . Alors, la fonction  $g$  étant continue, d'après le théorème des valeurs intermédiaires, l'équation  $g(S) = 0$  admet au moins une solution  $\bar{S}$  dans  $]0, \lambda_{n-1}[$ . De plus

$$\begin{aligned} g'(S) &= -D - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} \left( f_i'(S) \frac{x_i^0}{D - f_i(S)} + f_i(S) \frac{Dx_i^0}{(D - f_i(S))^2} \right) \\ &= -D - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} D f_i'(S) x_i^0 \left( \frac{1}{D - f_i(S)} + \frac{f_i(S)}{(D - f_i(S))^2} \right) < 0 \end{aligned}$$

Donc  $g$  est strictement décroissante et la solution  $\bar{S}$  est unique. D'où le point

d'équilibre  $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_{n-1}, 0)$  avec  $\bar{x}_i = \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\bar{S})}$

Cas où  $f_n(S) - D = 0$  : Dans ce cas  $S = f^{-1}(D) = \lambda_n$ . De la deuxième équation on obtient :

$$x_i^* = \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} \quad i = 1, \dots, n-1$$

De la première équation on obtient :

$$D(S^0 - \lambda_n) - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} f_i(\lambda_n) \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} - \frac{1}{\gamma_n} Dx_n = 0$$

On a alors

$$\begin{aligned} x_n &= \frac{\gamma_n}{D} \left[ D(S^0 - \lambda_n) - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} f_i(\lambda_n) \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} \right] \\ &= \gamma_n \left[ (S^0 - \lambda_n) - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} f_i(\lambda_n) \frac{x_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} \right] \\ &= \gamma_n \left[ (S_{in} - \lambda_n) - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} \frac{x_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} \right] \end{aligned}$$

d'où

$$x_n^* = \gamma_n (S_{in} - \lambda_n - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i^*)$$

Ainsi,  $x_n^* > 0$  si et seulement si la condition (3.7) est vérifiée.

Le deuxième point d'équilibre ( l'équilibre intérieur ) est donc  $E^*$  avec :

$$E^* = (\lambda_n, x_1^*, \dots, x_{n-1}^*, x_n^*)$$

Les assertions (i) et (ii) du lemme sont établies.

Dans le cas (iii) il est clair  $x_n^* = 0$ . De plus

$$\begin{aligned} g(\lambda_n) &= D(S^0 - \lambda_n) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} f_i(\lambda_n) \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} \\ &= D(S_{in} - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i^0 - \lambda_n) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} f_i(\lambda_n) \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} \\ &= D(S_{in} - \lambda_n) - \sum_{i=1}^n \frac{\gamma_i^{-1} x_i^0 D}{D - f_i(\lambda_n)} \\ &= D \left[ (S_{in} - \lambda_n) - \sum_{i=1}^n \frac{\gamma_i^{-1} x_i^0}{D - f_i(\lambda_n)} \right] \\ &= 0 \end{aligned}$$

Donc  $\lambda_n$  est une solution de l'équation  $g(S) = 0$  ce qui nous donne :

$$\bar{E} = E^* = (\lambda_n, x_1^*, \dots, x_{n-1}^*, 0).$$

□

La proposition suivante nous donne la coexistence des espèces inférieures, voire une persistance uniforme du sous-système sans l'équation de  $x_n$ .

**Définition 1** On dit que le système différentiel (3.1) est uniformément persistant s'il existe un vecteur  $\delta > 0$  tel que toute solution  $X(t) = (S(t), x_1(t), \dots, x_n(t))$  vérifie :

$$X(0) > 0 \implies \liminf_{t \rightarrow +\infty} (X(t) - \delta) > 0$$

L'uniformité vient du fait que le module  $\delta$  est indépendant des conditions initiales.

Dans cette définition, un vecteur est dit positif si chacune de ses composantes l'est.

**Proposition 3.1.1** Les espèces ' $x_i$ ',  $i = 1, \dots, n - 1$  coexistent et

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq x_i^0.$$

**Preuve** Du système (3.1), on a pour  $i = 1, \dots, n - 1$ ,  $\dot{x}_i = x_i(f_i(S) - D) + Dx_i^0$  et par suite

$$\dot{x}_i \geq D(x_i^0 - x_i)$$

$$\dot{x}_i + Dx_i \geq Dx_i^0$$

Par la méthode du facteur intégrant, on a

$$(e^{Dt} x_i)' \geq e^{Dt} Dx_i^0$$

Après une intégration simple on obtient

$$e^{Dt} x_i \geq Dx_i^0 \int_0^t e^{Ds} ds + x_i(0)$$

$$e^{Dt} x_i \geq Dx_i^0 \int_0^t e^{Ds} ds$$

$$e^{Dt} x_i \geq Dx_i^0 \frac{1}{D} (e^{Dt} - 1)$$

$$x_i \geq x_i^0 (1 - e^{-Dt})$$

et on a alors

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq x_i^0, \quad i = 1, \dots, n-1.$$

□

## 3.2 Le modèle en l'absence de l'espèce supérieure

Il est utile d'étudier le comportement asymptotique des solutions de notre modèle en l'absence du compétiteur supérieur dont la densité reste nulle si  $x_n(0) = 0$ . Effectuons le changement de variable suivant

$$v := S + \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \quad (3.10)$$

En sommant les équations du modèle (3.1) et (3.2) on obtient :

$$\dot{v} = -Dv + DS_{in} =: f(v) \quad (3.11)$$

qui a pour équilibre  $v^* = S_{in}$ . Pour la stabilité de  $v^*$  on a  $f'(v) = -D < 0$  et on déduit que le point d'équilibre  $v^*$  est globalement asymptotiquement stable.

Ainsi  $\lim_{t \rightarrow +\infty} v(t) = S_{in}$ , c'est-à-dire  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \left( S(t) + \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i(t) \right) = S_{in}$ . Cela nous permet de dire que la solution du modèle (3.1) converge vers l'ensemble

$$\Upsilon = \left\{ (S, x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^{n+1}, S + \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i = S_{in} \right\}.$$

On définit l'ensemble

$$\Gamma_n = \left\{ (S, x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^{n+1}, S \geq 0, x_i \geq 0, \quad i = 1, \dots, n-1, x_n = 0 \right\} \quad (3.12)$$

Le système (3.1) avec conditions initiales dans  $\Gamma_n$  se réduit au sous-système suivant

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} f_i(S) x_i \\ \dot{x}_i = x_i (f_i(S) - D) + Dx_i^0, \quad i = 1, \dots, n-1 \end{cases} \quad (3.13)$$

En utilisant le changement de variable (3.10), le système précédent devient

$$\begin{cases} \dot{v} = -Dv + DS_{in} \\ \dot{x}_i = x_i (f_i(v - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i) - D) + Dx_i^0, \quad i = 1, \dots, n-1 \end{cases} \quad (3.14)$$

Puisque  $x_i(0) \geq 0$  pour  $i = 1, \dots, n-1$  et  $v(0) - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i(0) = S(0) \geq 0$  et  $\lim_{t \rightarrow +\infty} v(t) = S_{in}$ , le comportement asymptotique de (3.14) est le même sous certaines conditions que celui du système suivant, selon le théorème de Thieme ,

$$\dot{x}_i = x_i \left( f_i \left( S_{in} - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i \right) - D \right) + D x_i^0, \quad i = 1, \dots, n-1 \quad (3.15)$$

avec conditions initiales dans l'ensemble  $\mathcal{D}_{n-1}$  défini par

$$\mathcal{D}_{n-1} = \left\{ (x_1, \dots, x_{n-1}) \in R_+^{n-1}, \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i \leq S_{in} \right\}$$

Nous allons dans le théorème suivant démontrer un résultat de stabilité asymptotique globale en construisant une fonction de Lyapounov dite *polytopique*.

**Théorème 3.2.1** *Le point d'équilibre  $\bar{x} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_{n-1})$ , avec  $\bar{x}_i$  défini par (3.3), est globalement asymptotiquement stable pour le système (3.15) pour toutes conditions initiales dans  $\mathcal{D}_{n-1}$ .*

**Preuve** Soit  $x = (x_1, \dots, x_{n-1})$  une solution du système (3.15), et notons que  $\mathcal{D}_{n-1}$  est positivement invariant pour le système (3.15). On définit la fonction  $P: \mathcal{D}_{n-1} \rightarrow \mathbb{R}$  de la manière suivante :

$$P(x) := \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} (x_i - \bar{x}_i).$$

On définit pour  $i = 1, \dots, n-1$ , les fonctions

$$P_i^+(x) := \max\{\gamma_i^{-1}(x_i - \bar{x}_i), 0\} \quad \text{et} \quad P_i^-(x) := \max\{\gamma_i^{-1}(\bar{x}_i - x_i), 0\}$$

et on note

$$P^+(x) := \sum_{i=1}^{n-1} P_i^+(x) \geq 0 \quad \text{et} \quad P^-(x) := \sum_{i=1}^{n-1} P_i^-(x) \geq 0$$

Notons que  $P(x) = P^+(x) - P^-(x)$ , et on a

$$S_{in} - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} x_i = S_{in} - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} (x_i - \bar{x}_i + \bar{x}_i) = S_{in} - P(x) - \sum_{i=1}^{n-1} \gamma_i^{-1} \bar{x}_i = \bar{S} - P(x) \quad (3.16)$$

On définit la fonction  $V: \mathcal{D}_{n-1} \rightarrow \mathbb{R}$  par  $V(x) = \max\{P^+(x), P^-(x)\}$ .

On remarque que  $V$  est continue, strictement positive pour tout  $x$  dans

$\mathcal{D}_{n-1} \setminus \{\bar{x}\}$  et que  $V(\bar{x}) = 0$ .

Selon la construction de  $V$  on distingue deux cas :

1<sup>er</sup> cas :  $P^+(x) \geq P^-(x)$  Dans cette région on a  $V(x) = P^+(x)$ .

Supposons d'abord qu'il existe un  $i$  tel que  $x_i > \bar{x}_i$  ce qui implique que

$$-x_i f_i(\bar{S}) > D(x_i^0 - x_i)$$

Quitte à changer l'ordre des indices, on suppose que les  $p$  premières espèces vérifient la condition  $x_i > \bar{x}_i$ ; cela nous permet de dire que

$$V = \sum_{i=1}^p \gamma_i^{-1} (x_i - \bar{x}_i)$$

D'autre part

$$\dot{V} = \sum_{i=1}^p \gamma_i^{-1} \dot{x}_i$$

D'après (3.16) et (3.15)

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= x_i f_i(\bar{S} - P(x)) + D(x_i^0 - x_i) \\ &< x_i (f_i(\bar{S} - P(x)) - f_i(\bar{S})) \leq 0 \end{aligned}$$

D'où l'on déduit que  $\dot{V} < 0$  pour  $x_i > \bar{x}_i$ .

Il faut tout de même noter que la condition  $P^+(x) \geq P^-(x)$  implique qu'il existe toujours un  $i$  telle que  $x_i > \bar{x}_i$ .

Remarquons que si on suppose que pour tout  $i = 1, \dots, n-1$ ,  $x_i < \bar{x}_i$ , on obtient  $P^+(x) = 0$  et  $P^-(x) > 0$ , or on est dans le cas où  $P^+(x) \geq P^-(x)$ , donc ce cas ne se réalise pas.

2<sup>ème</sup> cas :  $P^+(x) \leq P^-(x)$  Dans cette région on a  $V(x) = P^-(x)$ .

De même on suppose qu'il existe au moins un  $i$  tel que  $x_i < \bar{x}_i$ ; et lorsque on les ordonne on obtient

$$V = \sum_{i=1}^p \gamma_i^{-1} (\bar{x}_i - x_i)$$

D'autre part

$$\dot{V} = - \sum_{i=1}^p \gamma_i^{-1} \dot{x}_i \quad x_i < \bar{x}_i \implies -f_i(\bar{S}) > D(x_i^0 - x_i)$$

D'après (3.16) et (3.15)

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= x_i f_i(\bar{S} - P(x)) + D(x_i^0 - x_i) \\ &> x_i (f_i(\bar{S} - P(x)) - f_i(\bar{S})) \geq 0\end{aligned}$$

On en déduit que  $\dot{V} < 0$  pour  $x_i < \bar{x}_i$ .

Si on suppose que  $x_i < \bar{x}_i$  pour tout  $i = 1, \dots, n-1$  on aura  $P^-(x) = 0$  et  $P(x)^+ > 0$ , or on est dans le cas où  $P^+(x) \leq P^-(x)$ , donc ce cas ne se réalise pas.

Donc la fonction  $V(x(t))$  est strictement décroissante pour tout  $x_i \neq \bar{x}_i$ .  $\square$

On va déduire à présent la stabilité globale du point  $\bar{E}$  pour le système complet (3.1).

**Théorème 3.2.2** *Le point d'équilibre  $\bar{E}$  défini dans le lemme (3.1.1) est globalement asymptotiquement stable pour le système (3.1) pour toute condition initiale dans  $\Gamma_n$  défini par (3.12).*

**Preuve** Il suffit d'appliquer le lemme de séparation ( voir théorème (B.2.1 de l'annexe). Pour cela on choisit (B.2) comme étant (3.14) et l'équation différentielle  $\dot{y} = g(y)$  comme étant (3.11).  $\square$

## 3.3 Résultats de persistance uniforme

### 3.3.1 Persistance uniforme du modèle complet

Dans ce paragraphe, on établit d'abord la persistance uniforme du modèle complet (3.1) à l'aide de la notion de fonction de Lyapounov moyenne (voir la définition 2 de l'annexe B.1).

**Proposition 3.3.1** *Si la condition (3.7) est satisfaite alors le système (3.1) est uniformément persistant.*

**Preuve** On a déjà démontré la 'persistance' des espèces ' $x_i$ ' pour  $i = 1, \dots, n-1$  dans la Proposition (3.1.1). Il reste à montrer la 'persistance' de la  $n^{\text{ème}}$  espèce. Notons que le fait que les solutions de (3.1) sont positivement bornées implique l'existence d'un compact  $\Omega$  positivement invariant dans  $\mathbb{R}_+^{n+1}$ .

Considérons la fonction  $P : \Omega \rightarrow \mathbb{R}_+$  définie par

$$P(S, x) = P(S, x_1, \dots, x_n) := x_n.$$

Notons que  $\dot{P} = \psi(S, x)P$  où  $\psi(S, x) = f_n(S) - D$  est continue. La fonction  $P$  vérifie la propriété suivante :

$$\begin{cases} P(S, x) > 0 & \text{si } (S, x) \in \Omega \setminus \Gamma_n \\ P(S, x) = 0 & \text{si } (S, x) \in \Gamma_n \end{cases}$$

où  $\Gamma_n$  est l'ensemble fermé invariant défini par (3.12).  $P$  est alors une fonction de Lyapounov moyenne dans le compact  $\Omega$ . Rappelons que le seul point d'équilibre dans  $\Gamma_n$  est le point  $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_{n-1}, 0)$  défini dans le lemme (3.1.1) et vérifiant, selon la condition (3.7), que  $\bar{S} \in ]\lambda_n, \lambda_{n-1}[$ . De plus, d'après le théorème (3.2.2), toute trajectoire partant de  $\Gamma_n$  converge vers  $\bar{E}$  et  $\psi(\bar{E}) = f_n(\bar{S}) - D > f_n(\lambda_n) - D = 0$ . D'après le théorème (B.1.1) de l'annexe,  $\Gamma_n$  est uniformément répulsif et le système (3.7) est uniformément persistant.

□

### 3.3.2 Persistance uniforme à l'équilibre

Dans ce qui suit, on considère la réduction du notre modèle à la variété  $v = S_{in}$  sur laquelle on montrera que l'équilibre  $x^* = (x_1^*, \dots, x_{n-1}^*, x_n^*)$  avec  $x_i^*$  pour  $i = 1, \dots, n-1$  défini par (3.5) et  $x_n^*$  défini par (3.6), est globalement asymptotiquement stable. Pour cela, on appliquera le principe d'invariance de LaSalle.

En utilisant (3.10) le modèle (3.1) devient :

$$\begin{cases} \dot{v} = DS_{in} - Dv \\ \dot{x}_i = x_i \left( f_i \left( v - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \right) - D \right) + Dx_i^0, & i = 1, \dots, n-1 \\ \dot{x}_n = x_n \left( f_n \left( v - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \right) - D \right) \end{cases} \quad (3.17)$$

Puisque  $x_i(0) > 0$ ,  $v(0) - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i(0) = S(0) \geq 0$  et  $\lim_{t \rightarrow +\infty} v(t) = S_{in}$ , le comportement asymptotique de (3.17) est décrit par

$$\begin{cases} \dot{x}_i = x_i \left( f_i \left( S_{in} - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \right) - D \right) + Dx_i^0, & i = 1, \dots, n-1 \\ \dot{x}_n = x_n \left( f_n \left( S_{in} - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \right) - D \right) \end{cases} \quad (3.18)$$

avec conditions initiales dans le compact

$$\mathcal{D}_n = \left\{ (x_1, \dots, x_{n-1}, x_n) \in \mathbb{R}_+^n, \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \leq S_{in} \right\}$$

**Proposition 3.3.2** *Sous la condition (3.7), l'équilibre  $x^* = (x_1^*, \dots, x_{n-1}^*, x_n^*)$  est asymptotiquement stable pour le modèle (3.18) pour toutes conditions initiales dans l'ensemble*

$$\mathcal{K}_n = \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathcal{D}_n, x_n > 0\}.$$

**Preuve** On définit la fonction  $U: \mathcal{D}_n \rightarrow \mathbb{R}$  par

$$U(x) := \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} (x_i - x_i^*).$$

On définit pour  $i = 1, \dots, n-1$ , les fonctions

$$U_i^+(x) := \max\{\gamma_i^{-1}(x_i - x_i^*), 0\} \quad \text{et} \quad U_i^-(x) := \max\{\gamma_i^{-1}(x_i^* - x_i), 0\}$$

$$U^+(x) := \sum_{i=1}^n U_i^+(x) \geq 0 \quad \text{et} \quad U^-(x) := \sum_{i=1}^n U_i^-(x) \geq 0$$

alors  $U(x) = U^+(x) - U^-(x)$ , et par définition de  $U(x)$  on a

$$S_{in} - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i = S_{in} - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} (x_i + x_i^* - x_i^*) = S_{in} - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i^* - U(x) = \lambda_n - U(x) \quad (3.19)$$

Cette égalité vient du fait que  $S_{in} = v^* = S^* + \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i^*$

On définit à présent la fonction  $V: \mathcal{D}_n \rightarrow \mathbb{R}$  par

$$V(x) = \max\{U^+(x), U^-(x)\}$$

On représente sur la figure (3.1) les courbes de niveau pour un exemple de fonction polytopique  $V$  pour  $n = 2$ . La droite rouge sépare la région  $\{x \in \mathcal{D}_n : U^-(x) > U^+(x)\}$  en-dessous et la région  $\{x \in \mathcal{D}_n : U^-(x) < U^+(x)\}$  en-dessus. Notons que  $V$  est une fonction continue, strictement positive pour tout  $x$  dans  $\mathcal{D}_n \setminus \{x^*\}$ .

Selon la construction de  $V$ , on distingue les cas suivants :

1<sup>er</sup> cas :  $U^+(x) > U^-(x)$  : Dans ce cas, on a  $V(x) = U^+(x)$  et  $U(x) > 0$ .

Puisque  $U^+(x) > U^-(x)$ , il existe au moins un  $i$  tel que  $x_i > x_i^*$  (c'est-à-dire le cas où  $x_i < x_i^*$  pour tout  $i = 1, \dots, n$  ne se réalise pas).

Pour tout  $i = 1, \dots, n-1$

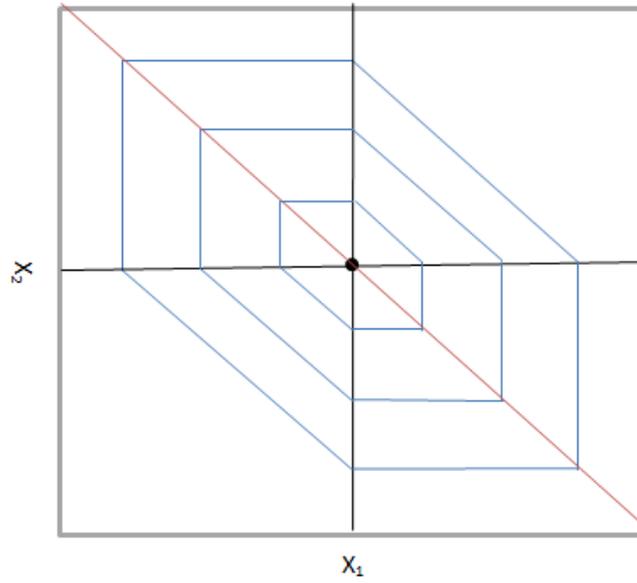


FIGURE 3.1 – Illustration des courbes de niveau pour la fonction de Lyapounov polytopique  $V$ .

$$\dot{x}_i = x_i f_i(\lambda_n - U(x)) + D(x_i^0 - x_i) < x_i (f_i(\lambda_n - U(x)) - f_i(\lambda_n)) < 0$$

La première inégalité est vérifiée puisque  $x_i > x_i^* = \frac{Dx_i^0}{D - f_i(\lambda_n)}$ , et la deuxième est un résultat de la monotonie de la fonction  $f_i$ . De même pour le signe de  $x_n$ , si on a  $x_n > x_n^*$ , alors

$$\dot{x}_n = x_n f_n(\lambda_n - U(x)) - Dx_n = x_n (f_n(\lambda_n - U(x)) - f_n(\lambda_n)) < 0$$

Ce qui assure la négativité de  $\dot{V}$ .

2<sup>ème</sup> cas :  $U^+(x) < U^-(x)$  : Dans ce cas, on a  $V(x) = U^-(x)$  et  $U(x) < 0$ .

Comme  $U^+(x) < U^-(x)$ , on peut toujours trouver un  $i$  tel que  $x_i < x_i^*$ . Supposons que  $x_i < x_i^*$ , pour  $i = 1, \dots, p$  avec  $1 \leq p \leq n$ , on a alors

$$V(x) = \sum_{i=1}^p \gamma_i^{-1} (x_i^* - x_i) \quad \text{et} \quad \dot{V}(x) = - \sum_{i=1}^p \gamma_i^{-1} x_i$$

Étudions le signe de  $\dot{x}_i$  :

$$x_i < x_i^* \quad \implies \quad -f_i(\lambda_n) < D(x_i^0 - x_i)$$

Pour  $i = 1, \dots, n-1$ , on a

$$\dot{x}_i = x_i f_i(\lambda_n - U(x)) + D(x_i^0 - x_i) > x_i (f_i(\lambda_n - U(x)) - f_i(\lambda_n)) \geq 0$$

$$\dot{x}_n = x_n (f_n(\lambda_n - U(x)) - D) = x_n (f_n(\lambda_n - U(x)) - f_n(\lambda_n)) \geq 0$$

Cette dernière quantité n'est nulle que si  $x_n = 0$  et  $x_i \geq x_i^*$  pour tout  $i = 1, \dots, n-1$ . Ainsi  $V$  est strictement décroissante, sauf sur l'ensemble

$$\mathcal{Z}_n = \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathcal{D}_n, x_n = 0, x_i \geq x_i^*, i = 1, \dots, n-1 \text{ et } U^-(x) > U^+(x)\}$$

où  $\dot{V}$  s'annule.

3<sup>ème</sup> cas :  $U^+(x) = U^-(x)$  : De (3.19) et le fait que  $U(x) = 0$ , on déduit que :

$$\dot{x}_i = x_i(f_i(\lambda_n) - D) + Dx_i^0, i = 1, \dots, n-1$$

qui est strictement négative lorsque  $x_i > x_i^*$  et strictement positive lorsque  $x_i < x_i^*$ , de telle sorte que  $x_i$  contribue dans les termes décroissants de  $V(x)$ . Pour  $i = n$ ,  $\dot{x}_n = x_n(f_n(\lambda_n) - D) = 0$ . Ce cas est différent des autres. Si on a  $x_n < x_n^*$  et pour tout  $i = 1, \dots, n-1$ ,  $x_i \geq x_i^*$ , alors on ne peut pas montrer que  $V$  est strictement décroissante. Pour cela on définit les ensembles suivants :

$$\begin{aligned} \Sigma &= \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathcal{D}_n, U(x) = 0\} \\ \Sigma_n^- &= \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathcal{D}_n, U(x) = 0, x_i \geq x_i^*, i = 1, \dots, n-1\} \\ \Sigma_n^+ &= \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathcal{D}_n, U(x) = 0, x_i \leq x_i^*, i = 1, \dots, n-1\}. \end{aligned}$$

Puisque  $U(x) = 0$ , si  $x_i \geq x_i^*$  pour tout  $i = 1, \dots, n-1$ , on est alors dans  $\Sigma_n^-$  et  $x_n \leq x_n^*$ . De même si  $x_i \leq x_i^*$  pour tout  $i = 1, \dots, n-1$ , on est dans  $\Sigma_n^+$  et  $x_n \geq x_n^*$ . Les ensembles  $\Sigma_n^+$  et  $\Sigma_n^-$  sont les seuls cas critiques pour ce cas. Si  $x \in \Sigma_n^- \setminus \{x^*\}$ , alors il existe un  $i$  tel que  $x_i > x_i^*$  (et on a  $x_n < x_n^*$ ). D'autre part si  $x_i = x_i^*$  pour tout  $i = 1, \dots, n-1$  alors  $x_n = x_n^*$  (car  $U(x) = 0$ ), ce qui est contradictoire avec le fait que  $x \neq x^*$ . Par conséquent pour  $i$  tel que  $x_i > x_i^*$  on a  $\dot{x}_i < 0$  ce qui nous permet de dire que  $U^+$  est décroissante, tandis que  $U^-(x)$  est constante (car  $\dot{x}_n = 0$ ). De même lorsque  $x \in \Sigma_n^+ \setminus \{x^*\}$ , on aura  $U^-(x)$  décroissante et  $U^+(x)$  constante.

Un argument de type principe d'invariance de LaSalle permet alors de dire que toutes les trajectoires convergent vers le plus grand ensemble invariant  $M$  inclus dans  $\Sigma_n^- \cup \Sigma_n^+ \cup \bar{\mathcal{Z}}_n$ . Le raisonnement précédent montre que les trajectoires sont transverses à  $\Sigma_n^- \cup \Sigma_n^+ \setminus \{x^*\}$ . Montrons à présent que  $M \subseteq \{x^*\} \cup \bar{\mathcal{Z}}_n$ . Considérons  $x \in \Sigma_n^- \setminus \{x^*\}$ , où on a démontré que  $U^+(x)$  est décroissante et que  $U^-(x)$  est constante. Par conséquent  $U(x)$  est décroissante, et lorsque elle devient négative la solution va quitter l'ensemble  $\Sigma_n^- \cup \Sigma_n^+$ . Cela veut dire si  $x(t)$  quitte  $\Sigma_n^- \cup \Sigma_n^+$  alors  $x$  peut ne pas appartenir à  $M$ , sauf si

les conditions initiales appartiennent à la fermeture de  $\mathcal{Z}_n$ . Dans ce dernier cas, comme  $(\Sigma_n^- \cup \Sigma_n^+) \cap \mathcal{Z}_n = \emptyset$ , la solution peut rentrer instantanément dans  $\mathcal{Z}_n$ . Même raisonnement lorsque  $x \in (\Sigma_n^- \cup \Sigma_n^+)$ . On conclut que le plus grand ensemble invariant de  $E$  est inclus dans  $\{x^*\} \cup \bar{\mathcal{Z}}_n$ , cela veut dire que les solutions du modèle convergent soit vers  $x^*$ , soit vers  $x_n = 0$ . Puisqu'on a choisi les conditions initiales dans  $\mathcal{K}_n$ , et puisque  $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_n(t) > 0$  d'après le théorème (3.3.1), alors toute solution qui part de  $\mathcal{K}_n$  converge vers  $x^*$ .  $\square$

Finalemnt, le principal théorème dit que toutes les trajectoires à condition initiale positive du modèle (3.1) convergent, sous la condition (3.7), vers l'équilibre  $E^* = (\lambda_n, x_1^*, \dots, x_{n-1}^*, x_n^*)$ . Plus exactement :

**Théorème 3.3.1** *Sous la condition (3.7), le système (3.1) est uniformément persistant à l'équilibre, pour toutes solutions partant de  $\mathcal{D}_n$*

**Preuve** On pose  $u = v - S_{in}$ , et on aura  $\dot{u} = \dot{v}$ , donc le système (3.17) devient

$$\begin{cases} \dot{u} = -Du \\ \dot{x}_i = x_i \left( f_i \left( S_{in} + u - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \right) - D \right) + Dx_i^0, \quad i = 1, \dots, n-1 \\ \dot{x}_n = x_n \left( f_n \left( S_{in} + u - \sum_{i=1}^n \gamma_i^{-1} x_i \right) - D \right) \end{cases} \quad (3.20)$$

Ce système est écrit sous la même forme que le système (B.3) du théorème B.2.2 donné en annexe. On choisit (B.4) comme étant (3.18) et  $\Omega = \mathcal{D}_n$ . Les conditions (H1) et (H2) du théorème (B.2.2) sont clairement vérifiées. Les points d'équilibre du système (3.18) sont  $\bar{x} = (\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_{n-1}, 0)$  et  $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_{n-1}^*, x_n^*)$ .

Les variétés stables des points l'équilibre sont :

$$\begin{aligned} \mathcal{M}^+(\bar{x}) &= D_{n-1} \text{ avec } \dim \mathcal{M}^+(\bar{x}) = n-1 < n \\ \text{et } \mathcal{M}^+(x^*) &= \mathcal{D}_n \setminus D_{n-1} \text{ avec } \dim \mathcal{M}^+(x^*) = n \\ \text{et on a } \mathcal{M}^+(\bar{x}) \cup \mathcal{M}^+(x^*) &= \mathcal{D}_n = \Omega. \end{aligned}$$

D'où les conditions (H3) et (H4) du théorème. On ne peut avoir une chaîne fermée formée par les points  $\bar{x}$  avec  $x^*$  car  $x^*$  ne peut être un point  $\alpha$ -limite d'aucune trajectoire. Pour la même raison, il ne peut y avoir d'orbite homocline en  $x^*$ . D'autre part une orbite homocline en  $\bar{x}$  est soit contenue

entièrement dans le plan invariant  $\mathcal{D}_{n-1}$ , soit contenue dans  $\mathcal{D}_n \setminus \mathcal{D}_{n-1}$ . Le premier cas est impossible car sur  $\mathcal{D}_{n-1}$  le point  $\bar{x}$  ne peut être un point  $\alpha$ -limite d'aucune trajectoire. Le deuxième cas est impossible car  $\mathcal{D}_n \setminus \mathcal{D}_{n-1}$  est la variété stable de  $E^*$ . D'après le théorème (B.2.2), les trajectoires du système (3.20) convergent vers l'équilibre  $E^*$  pour toute condition initiale dans  $\mathcal{D}_n$ .  $\square$

### 3.4 Simulations numériques

Dans cette partie on donne des simulations numériques sous Matlab, pour illustrer les résultats précédents. Pour cela, considérons le modèle

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^3 \gamma_i^{-1} f_i(S) x_i \\ \dot{x}_1 = x_1(f_1(S) - D) + Dx_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_2(f_2(S) - D) + Dx_2^0 \\ \dot{x}_3 = x_3(f_3(S) - D) \end{cases} \quad (3.21)$$

avec les paramètres [3] :

$$D = 0.2 \text{ [1/h]}, S_{in} = 2[mg/l], \gamma_1 = 10, \gamma_2 = 2, \gamma_3 = 0.5.$$

Les fonctions  $f_i$  sont de type Michaelis-Menten et vérifient les hypothèses de travail :

$$f_1(S) = \frac{1.6S}{0.2 + S}, \quad f_2(S) = \frac{1.4S}{0.03 + S} \quad \text{et} \quad f_3(S) = \frac{0.9S}{0.002 + S} \quad (3.22)$$

Ces paramètres sont réalistes biologiquement et mènent aux valeurs suivantes :

$$\lambda_1 = 0.028571, \quad \lambda_2 = 0.005 \quad \text{et} \quad \lambda_3 = 0.00057143 \quad (3.23)$$

#### 3.4.1 Première simulation

Si on considère les entrées  $x_1^0 = 1$ ,  $x_2^0 = 1$ , d'après la formule (1.3) on obtient  $S^0 = 1.4$ , après calcul on trouve que la condition (3.7) est satisfaite puisque

$$S_{in} - \lambda_3 = 1.9994 > \frac{\gamma_1^{-1} Dx_1^0}{D - f_1(\lambda_3)} + \frac{\gamma_2^{-1} Dx_2^0}{D - f_2(\lambda_3)} = 0.6778$$

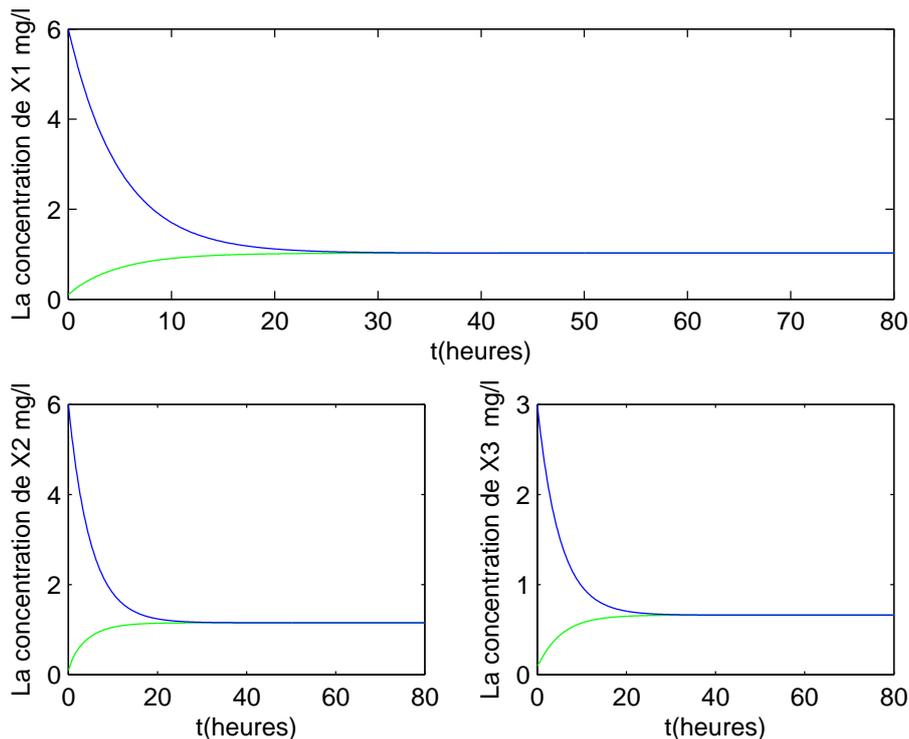


FIGURE 3.2 – Croissance des espèces avec de faibles entrées. .

et on a bien  $0 < \lambda_3 < \lambda_2 < \lambda_1 < S^0$ .

La figure (3.2) montre deux solutions  $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$  avec les conditions initiales  $(0.0001, 0.1, 0.1, 0.1)$  (la courbe verte) et  $(0.0001, 6, 6, 3)$  (la courbe bleue). Elles convergent bien vers l'équilibre intérieur  $(1.0235, 1.1507, 0.66)$  se qui confirme le résultat du théorème (3.3.1).

### 3.4.2 Deuxième simulation

On considère à présent les entrées suivantes  $x_1^0 = 3.7$  et  $x_2^0 = 3.25$  d'où  $S^0 = 0.005$ . Dans ce cas on trouve

$$S_{in} - \lambda_3 = 1.9994 < \frac{\gamma_1^{-1} D x_1^0}{D - f_1(\lambda_3)} + \frac{\gamma_2^{-1} D x_2^0}{D - f_2(\lambda_3)} = 2.0174$$

D'après le théorème (3.2.1), il devrait exister un unique équilibre qui est globalement asymptotiquement stable  $(\bar{S}, \bar{x}_1, \bar{x}_2, 0)$ . L'extinction de la troisième espèce est visible dans la simulation de la figure (3.3) avec les conditions initiales  $(0.0001, 0.1, 0.1, 0.1)$  (la courbe verte) et  $(0.0001, 3, 14, 3)$  (la courbe bleue).

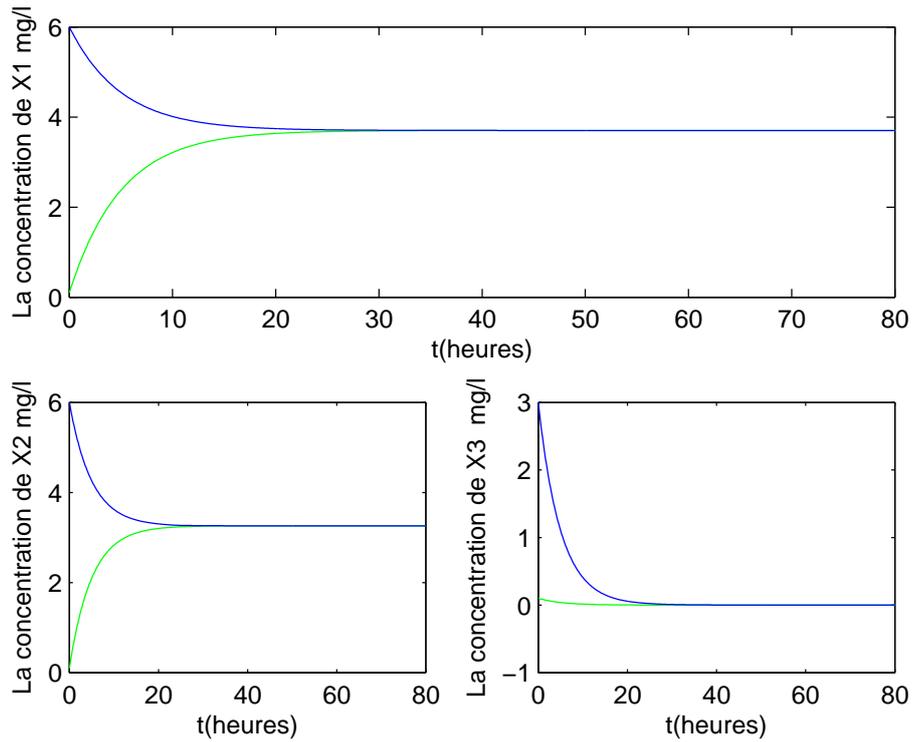


FIGURE 3.3 – Croissance des espèces avec de fortes entrées. .

### 3.4.3 Troisième simulation

On propose enfin un exemple numérique lorsque l'égalité (3.8) est satisfaite. Dans ce cas on choisit les données suivantes  $S_{in} = 2.4994$  ,  $x_1^0 = 10$  et  $x_2^0 = 2, S^0 = 0.4994$ . La simulation de la figure (3.4) avec les conditions initiales  $(0.0001, 0.1, 0.1, 0.1)$  (la courbe verte) et  $(0.0001, 3, 14, 3)$  (la courbe bleue) montrent l'extinction de  $x_3$ .

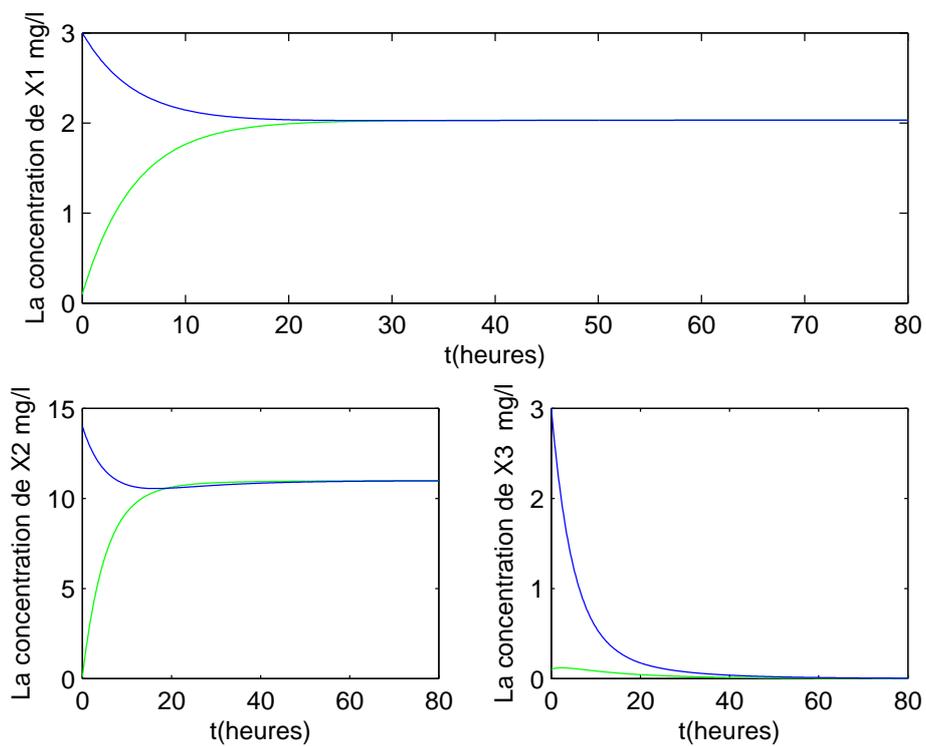


FIGURE 3.4 – Croissance des espèces dans le cas de l'égalité. (3.8) pour  $n = 3$ .

# **Appendices**

# Annexe A

## Notions biologiques

### A.1 Quelques définitions biologiques

Les définitions suivantes sont tirées de [7, 8].

**Micro-organisme** : Un micro-organisme est un organisme microscopique, de nature végétale par exemple micro-algues, ou animale par exemple un microbe ou une bactérie. Les micro-organismes ne peuvent pas être vus à l'œil nu, ce qui définit leur taille ; au-delà, on parlera de macro-organisme.

**Biomasse** : La biomasse est définie par des biologistes comme masse totale des organismes vivants mesurée dans une population, une aire ou une autre unité.

**Substrat** : le substrat est un support sur lequel se développe un organisme, micro-organisme inclus.

**Facteur limitant** : En biologie, un facteur limitant est une ressource (substrat biotique ou abiotique) ou un état de l'environnement qui limite la croissance, l'abondance, la distribution, d'un organisme ou d'une population d'organismes dans un écosystème.

**Taux de croissance** : Un taux de croissance indique et mesure une croissance par unité de temps, la croissance étant une augmentation en nombre et/ou en taille d'un tissu, d'un organe, d'un organisme, d'une population ou de la biomasse.

**Écosystèmes** : Un écosystème comprend un milieu, les êtres vivants qui le composent et toutes les relations qui peuvent exister et se développer à l'intérieur de ce système. Un écosystème est composé de deux éléments :

la biocénose qui est l'ensemble des êtres vivants et le biotope qui est le milieu. L'écosystème est un ensemble de vie équilibré, autonome stable et complexe.

## A.2 Élaboration du modèle du chemostat

Dans cette partie, on va expliquer l'élaboration du modèle du chemostat à l'aide du cours [4]. On rappelle que le chemostat est un appareil de laboratoire qui se présente comme sur la figure (1.1) : à l'entrée, le substrat est introduit continûment avec une concentration constante avec un débit constant. A la sortie on retrouve du substrat et des micro-organismes avec le même débit qu'à l'entrée. On note :

$V$  : le volume du chemostat (litre).

$b$  : le débit d'entrée et de sortie (litre par heure).

$S_{in}$  : la concentration d'entrée ou concentration initiale (gramme par litre)

$S(t)$  et  $X(t)$  : les concentrations respectives du substrat et de la biomasse (gramme par litre).

La transformation du substrat en biomasse est une réaction chimique qui se passe de la manière suivante :



où  $k$  est une constante stœchiométrique sans dimension et  $f$  est la cinétique de la réaction mesurée en  $1/h$ . Pour établir le modèle du chemostat on utilise la loi d'Antoine Lavoisier qui dit 'rien ne se perd, rien ne se crée tout se transforme'. Faisons un bilan de masse entre l'instant  $t$  et  $t + \Delta t$ . La masse du substrat est égale au produit de la concentration du substrat et du volume, c'est-à-dire à  $VS$ , de même la masse des micro-organismes est égale au produit de la concentration du micro-organisme et du volume, c'est-à-dire à  $VX$ . A la masse des micro-organismes on ajoute la quantité produite par la réaction chimique (A.1), et on retranche ce qui sort à la sortie du chemostat avec le débit  $b$ , ce qui nous donne l'équation suivante :

$$VX|_{t+\Delta t} - VX|_t = -bX\Delta t + f(.)VX\Delta t \quad (\text{A.2})$$

De même pour  $VS$ , on ajoute ce qui rentre avec le débit  $b$  et on retranche ce qui sort avec le même débit et ce qui se transforme en biomasse. On obtient alors l'équation suivante :

$$VS|_{t+\Delta t} - VS|_t = bS_{in}\Delta t - bS\Delta t - kf(.)VX\Delta t \quad (\text{A.3})$$

Les équations (A.2) et (A.3) forment le système suivant :

$$\begin{cases} VX|_{t+\Delta t} - VX|_t = -bX\Delta t + f(.)VX\Delta t \\ VS|_{t+\Delta t} - VS|_t = bS_{in}\Delta t - bS\Delta t - kf(.)VX\Delta t \end{cases} \quad (\text{A.4})$$

Divisons par  $\Delta t$  et faisons tendre  $\Delta t$  vers 0. Le système devient

$$\begin{cases} \frac{d(VX)}{dt} = -bX + f(.)VX \\ \frac{d(VS)}{dt} = bS_{in} - bS - kf(.)VX \end{cases}$$

ce qui donne

$$\begin{cases} V\frac{dX}{dt} + X\frac{dV}{dt} = -bX + f(.)VX \\ V\frac{dS}{dt} + S\frac{dV}{dt} = bS_{in} - bS - kf(.)VX \end{cases}$$

Puisque  $V$  est constant, le modèle devient

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -\frac{b}{V}X + f(.)X \\ \frac{dS}{dt} = \frac{b}{V}S_{in} - \frac{b}{V}S - kf(.)X \end{cases}$$

On note par  $D := \frac{b}{V}$  qui représente le taux de dilution. Si  $f$  est une fonction de croissance qui ne dépend que de  $S$  alors le modèle du chemostat simple est

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = X(f(S) - D) \\ \frac{dS}{dt} = D(S_{in} - S) - kf(S)X \end{cases}$$

# Annexe B

## Outils mathématiques

### B.1 Fonction de Lyapounov moyenne

Considérons le système

$$\dot{x} = f(x) \tag{B.1}$$

avec  $x \in X$  un domaine de  $\mathbb{R}^n$  et  $f$  de classe  $C^1$

**Définition 2** [3] Soit  $\Gamma$  un ensemble fermé et invariant de  $X$  pour l'équation (B.1). Une application  $P : X \rightarrow \mathbb{R}_+$  est dite *fonction de Lyapounov moyenne* pour (B.1) si elle vérifie les conditions suivantes :

- $P(u) > 0$  si  $u \in X \setminus \Gamma$  et  $P(u) = 0$  si  $u \in \Gamma$
- $\dot{P} = \psi(u)P$  avec  $\psi : X \rightarrow \mathbb{R}$  une fonction continue.

**Théorème B.1.1** [3] Soit  $P$  une fonction de Lyapounov moyenne pour l'équation (B.1) et soit  $\Lambda = \{r_i \in \Gamma : \phi_t(r_i) = r_i \text{ pour tout } t \in \mathbb{R}\}$ , où  $\phi_t(\cdot)$  désigne le flot associé à (B.1) en un point donné.

Si  $\phi_t(u) \rightarrow r_i$  lorsque  $t$  tend vers  $+\infty$  et  $\psi(r_i) > 0$  pour tout  $u \in \Gamma$  et  $r_i \in \Lambda$ , alors  $\Gamma$  est répulsif.

### B.2 Théorèmes de convergence

**Théorème B.2.1 (Lemme de séparation [1, 6])** On considère le système non linéaire :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(y) \end{cases} \tag{B.2}$$

où  $(x, y) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$ , supposons que :

\*  $y^*$  est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour l'équation différentielle  $\dot{y} = g(y)$ ,

\*  $x^*$  est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour  $\dot{x} = g(x, y^*)$ ,

\* toutes les solutions du système (B.2) sont bornées,

alors  $(x^*, y^*)$  est un équilibre globalement asymptotiquement stable pour le modèle (B.2).

Considérons les deux systèmes différentiels de la forme

$$\begin{cases} \dot{y} = f(y, z) \\ \dot{z} = Az \end{cases} \quad (\text{B.3})$$

et

$$\dot{x} = f(x, 0) \quad (\text{B.4})$$

avec

$$\begin{aligned} z &\in \mathbb{R}^m, (y, z) \in D \subset \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \\ x &\in \Omega := \{x : (x, 0) \in D\} \subset \mathbb{R}^n \end{aligned}$$

On suppose que  $f$  est continûment différentiable, que  $D$  est positivement invariant pour (B.3) et que (B.3) est dissipatif, dans le sens où il existe un ensemble compact de  $D$  tel que toutes les solutions rentrent dans ce compact. Faisons les hypothèses suivantes :

(H1) Toutes les valeurs propres de  $A$  ont une partie réelle strictement négative.

(H2) L'équation (B.4) admet un nombre fini des points d'équilibre dans  $\Omega$ , qui sont tous hyperboliques. Notons ces points par  $x_1, x_2, \dots, x_p$ .

(H3) La dimension de la variété stable de  $x_i$  vaut  $n$  pour  $1 \leq i \leq r$ , et la dimension de la variété stable de  $x_j$  est strictement inférieure à  $n$  pour  $j = r + 1, \dots, p$  (c'est-à-dire  $\dim \mathcal{M}^+(x_i) = n$ ,  $i = 1, \dots, r$ ;  $\dim(\mathcal{M}^+(x_j)) < n$   $j = r + 1, \dots, p$ ).

(H4) L'ensemble  $\Omega$  est égal à la réunion de toutes les variétés stables des points  $x_i$  pour  $i = 1, \dots, p$  ( $\Omega = \cup_{i=1}^p \mathcal{M}^+(x_i)$ ).

(H5) L'équation (B.4) n'admet pas de chaîne fermée qui relie ces points d'équilibre.

**Définition 3** [5] Soit  $P$  et  $Q$  deux points d'équilibre hyperboliques d'un système donné (pas nécessairement distincts). On dit que  $P$  est *enchaîné* à  $Q$ , noté  $P \rightarrow Q$ , s'il existe un  $x$ ,  $x \notin P \cup Q$  tel que  $x \in \mathcal{M}^-(P) \cup \mathcal{M}^+(Q)$ . Une suite finie  $P_1, P_2, \dots, P_k$  des points d'équilibre hyperboliques, est appelée une chaîne si  $P_1 \rightarrow P_2 \rightarrow \dots \rightarrow P_k$  ( $P \rightarrow P$  pour  $k = 1$ ). Une chaîne est dite *fermée* si  $P_1 = P_k$ .

**Théorème B.2.2 (Théorème de convergence de Thieme, systèmes asymptotiquement non autonomes [5])**

Supposons que les hypothèses (H1)-(H5) sont satisfaites et soit  $(y(t), z(t))$  une solution de (B.3), alors pour un certain  $i$  on a :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (y(t), z(t)) = (x_i, 0)$$

Autrement dit  $D \subseteq \cup_{i=1}^p \Lambda^+(x_i, 0)$  où  $\Lambda^+$  est la variété stable du système (B.3). De plus  $\cup_{i=1}^p \Lambda^+(x_i, 0)$  a une mesure de Lebesgue nulle.

# Table des figures

1.1 Schéma d'un chemostat. . . . .	2
3.1 Illustration des courbes de niveau pour la fonction de Lyapounov polytopique $V$ . . . . .	24
3.2 Croissance des espèces avec de faibles entrées. . . . .	28
3.3 Croissance des espèces avec de fortes entrées. . . . .	29
3.4 Croissance des espèces dans le cas de l'égalité. (3.8) pour $n = 3$ . . . . .	30

# Bibliographie

- [1] F. Borsali *Persistence uniforme des modèles de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans un chemostat*, Thèse en Mathématiques, Université de Tlemcen 2015.
- [2] A. Rapaport, F. Grogard, F. Mazenc, Polytopic Lyapunov functions for persistence analysis of competing species, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-Series B*, American Institute of Mathematical Sciences, 2007, 8(1), pp 73-93
- [3] G. Robledo, F. Grogard, J. L. Gouzé, Global stability for a model of competition in the chemostat with microbial inputs, *Nonlinear Analysis*, 2012, 582–598.
- [4] T. SARI, *Une introduction à la théorie du chemostat*, Ecole TREASURE et AIRES-SUD : Modélisation des écosystèmes et des procédés biologiques de dépollution, Tlemcen, 7-11/02/2010.
- [5] H.L. Smith, P. Waltman, *The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- [6] F. Viel, E. Busvelle et J. P. Gauthier, Stability of polymerization reactors using I/O linearization and a high-gain observer, *Automatica*, 31 (1995), pp. 971—984.
- [7] <http://www.aquaportail.com>
- [8] <http://www.teteamodeler.com>