

# Table des Matières

<b>Introduction</b>	<b>3</b>
<b>1 Chapitre 1 :</b>	<b>5</b>
1.1 Le chemostat ,définition et historique:[1]	5
1.2 Mise au point du modèle:[1]	6
1.2.1 Partie physique:	8
1.2.2 Partie biologique:	8
1.2.3 Modèle:	8
1.3 Positivité:	9
1.4 Fonctions de croissance:	11
1.4.1 Modèle de Monod généralisé:	12
1.4.2 Comportement du système:	13
1.5 Modèle de Monod:	15
1.5.1 Cinétique de Michaelis-Menten	15
1.5.2 L'étude du système de Monod:	16
1.5.3 La compétition:	20
1.5.4 L'étude de système de la compétition:	20
<b>2 Chapitre 2 :</b>	<b>28</b>
2.1 Introduction:	28
2.2 Les points d'équilibres du système :	29
2.3 l'étude du système (2.1):	32

2.3.1	Théorème principal: . . . . .	42
-------	-------------------------------	----

# Introduction

Le chemostat est un appareil de laboratoire qui permet la culture et l'étude d'espèces de micro-organismes. Dans le modèle mathématique de la compétition pour une ressource dans un chemostat, un résultat classique, connu sous le nom de principe d'exclusion compétitive, affirme qu'une seule espèce peut survivre à la compétition. Par exemple, dans le système

$$\begin{cases} s' = (s_0 - s)D - \mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2 \\ x_1' = x_1(\mu_1(s) - D) \\ x_2' = x_2(\mu_2(s) - D) \end{cases}$$

si on suppose que  $\lambda_1 < \lambda_2$  où  $\lambda_i = \mu_i^{-1}(D)$   $i=1,2$ , alors toutes les solutions tendent vers l'équilibre globalement asymptotiquement stable

$$s = \lambda_1, x_1 = s_0 - \lambda_1 \quad \text{et} \quad x_2 = 0$$

Dans ce système,  $s(t)$  désigne la concentration du substrat à l'instant  $t$  (nutriment),  $x_i(t)$  désigne la concentration de l'espèce  $i$  (biomasse),  $s_0$  la concentration du substrat à l'entrée du chemostat et  $D$  le taux de dilution dans le chemostat. La fonction  $\mu_i(s)$  représente le taux de croissance de l'espèce  $i$ .

Ce résultat mathématique est généralisé dans le système avec retard suivant

$$\begin{cases} s'(t) = (s^0 - s(t))D - \mu_1(s(t))x_1(t) - \mu_2(s(t))x_2(t) \\ x_1'(t) = -Dx_1(t) + \alpha_1\mu_1(s(t - \tau_1))x_1(t - \tau_1) \\ x_2'(t) = -Dx_2(t) + \alpha_2\mu_2(s(t - \tau_2))x_2(t - \tau_2) \end{cases}$$

c.à.d :

si on suppose que  $\lambda_1 < \lambda_2$  ou  $\lambda_i = \mu_i^{-1}(D)$   $i=1,2$  , alors toutes les solutions tendent vers l'équilibre globalement asymptotiquement stable

$$s = \lambda_1, x_1 = \alpha_1(s_0 - \lambda_1) \quad \text{et} \quad x_2 = 0$$

Dans le premier chapitre nous donnons dans la première section la définition du chemostat, dans la deuxième nous discutons brièvement de la démarche de modélisation, dans la section suivante nous discutons sur la fonction de croissance et nous présentons le modèle de monod et le modèle de monod généralisé et nous analysons le modèle obtenu ,la dernière section est dédiée à la compétition en chemostat et au principe d'exclusion compétitive. Le chapitre commence par un modèle de monod à deux micro-organismes et nous montrons qu'une seule espèce peut subsister. Dans cette partie on s'impose des travaux de J.Arino[1] et SMITH.WALMAN [5].

Dans le deuxième chapitre ,nous représentons un modèle avec retard et nous généralisons le de principe d'exclusion compétitive pour ce modèle. Cette partie est basée sur les travaux de Gail [2]

# Chapitre 1

## Chapitre 1 :

### 1.1 Le chemostat ,définition et historique:[1]

Un chemostat est un type particulier de bioréacteur. Un bioréacteur peut être défini, au sens large, comme une enceinte confinée où ont lieu des interactions biologiques. Ceci est à mettre en parallèle avec les réacteurs chimiques, qui sont bien connus.

De façon plus formelle, un chemostat est un dispositif dans lequel des micro-organismes (phytoplancton, zooplancton, bactéries, etc.) sont mis en présence d'un élément limitant et d'autres éléments en quantités non limitées. On peut alors d'après les variations de l'élément limitant, toutes choses étant égales par ailleurs, quantifier l'influence de ce dernier sur la population cultivée. Ainsi le chemostat est un modèle d'écosystème contrôlé dans lequel on peut quantifier précisément les relations entre un élément et un organisme.

La première introduction du chemostat date de 1950. A l'origine, le dispositif est décrit pour la culture de bactéries. Son utilisation pour la culture phytoplanctonique date de 1956.

Un bioréacteur peut être utilisé selon trois modes de fonctionnement:

– En mode batch. Ici, on n'applique pas de dilution. La quantité de nutriment est donc une donnée du début de l'expérience. La population croît de façon exponentielle tant que le substrat est en abondance, puis atteint un plateau avant de décroître finalement.

– En mode continu. C'est le mode de fonctionnement typique pour les chemostats: l'alimentation se fait en continu, et le volume du chemostat est maintenu constant par utilisation d'un trop plein.

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

## 1.2 Mise au point du modèle:[1]

Un chemostat peut être schématisé comme dans la Figure 1.

Le volume  $V$  du chemostat est constant, du fait de la sortie (flèche de droite sur le schéma). Les nutriments pénètrent dans le chemostat avec un débit volumique  $v$  (exprimé par exemple en litres par jour), à une concentration  $s_0$ . Si l’on note

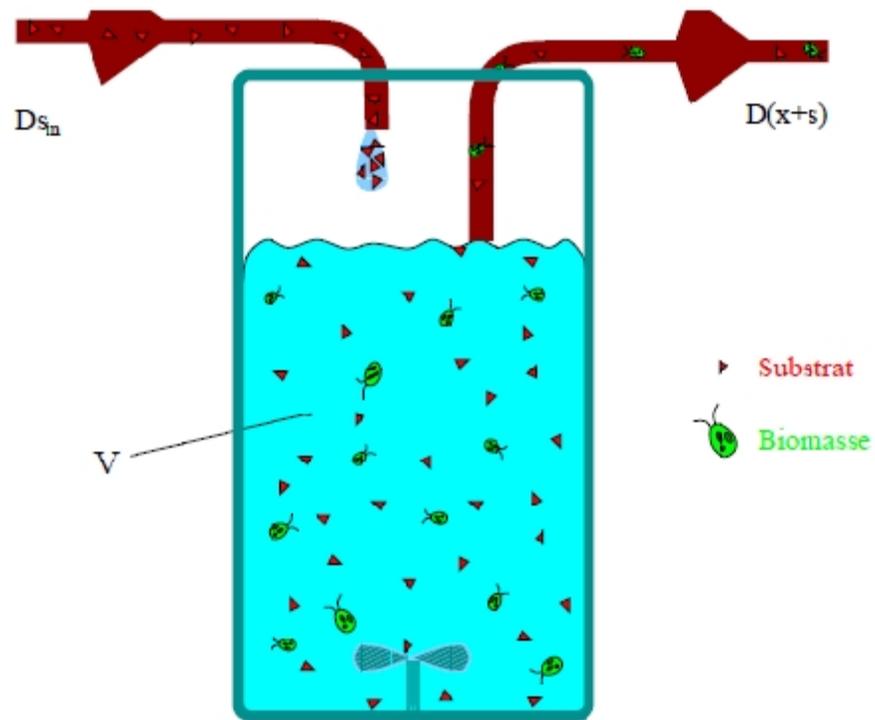
$$D = \frac{v}{V}$$

on obtient un taux exprimé en litre par jour (si  $v$  est exprimé en litres par jour), que l’on appelle taux de dilution. Dans toute la suite de ce manuscrit, c’est ce taux que nous utiliserons, et non le débit volumique. Le mélange nutriments-organismes est vidé du chemostat, du fait du trop plein. A l’intérieur du chemostat, les organismes consomment le substrat pour leur croissance.

On fait l’hypothèse que le chemostat est bien mélangé (well mixed). Par conséquent, on a une répartition spatiale homogène du substrat et de la biomasse, et le côté spatial n’est pas considéré. Par ailleurs, l’hypothèse d’homogénéité assure que les organismes et le substrat sont évacués du chemostat par action du flot au même taux  $D$ .

On le voit, la modélisation doit prendre en compte deux choses: la partie physique, qui décrit les flux de matière dus à la circulation de liquide; et la partie biologique, qui décrit les processus biologiques ayant lieu à l’intérieur du chemostat. Dans la suite, nous noterons par  $x(t)$  la biomasse cellulaire totale à l’instant  $t$ , et  $s(t)$  le substrat à l’instant  $t$  (resp.  $x$  et  $s$  s’il n’y a pas d’ambiguïté possible).

Fig..1 Schéma d’un chemostat en mode continu



### 1.2.1 Partie physique:

Dans le vaisseau d'alimentation, il ne rentre pas d'organismes. La seule variation de la biomasse des organismes est donc le fait de la sortie, qui se fait au même taux  $D$  que l'entrée. Ainsi, on peut écrire

$$\frac{dx}{dt} = -Dx$$

Pour le substrat, il faut tenir compte du substrat entrant dans le chemostat, au taux  $D$  et à la concentration  $s_0$ , et de la quantité de substrat présente dans le chemostat, qui est vidée par dilution. Par conséquent:

$$\frac{ds}{dt} = D s_0 - D s$$

### 1.2.2 Partie biologique:

Tandis que la partie physique de la description ne nécessite pas d'hypothèses particulières, la partie biologique oblige à faire un choix: doit-on décrire la masse des cellules, ou bien les compter? Dans tout ce mémoire, c'est en masse que nous raisonnerons. Les organismes consomment le substrat pour leur croissance. Notons  $\mu(s)$  le taux de croissance spécifique des organismes, correspondant à l'absorption d'une quantité de nutriment. Alors

$$\frac{dx}{dt} = \mu(s) x$$

La consommation induit une diminution de la quantité de substrat à un taux  $\mu(s)$ , que l'on appelle taux d'absorption

$$\frac{ds}{dt} = -\mu(s) x$$

### 1.2.3 Modèle:

En couplant les parties physiques et biologiques, on obtient donc le modèle suivant:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = (s_0 - s)D - \mu(s) x \\ \frac{dx}{dt} = (\mu(s) - D)x \end{cases} \quad (1.1)$$

où

$s$  est la quantité de substrat présente dans le chemostat.

$x$  est la biomasse présente dans le chemostat.

$\mu : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$  est le taux de croissance spécifique de  $x$  et aussi le taux de consommation de  $s$  par  $x$ ,  $\mu(s) > 0$  pour  $s > 0$ .

$D \geq 0$  est le taux de dilution.

$s_0 \geq 0$  la concentration en substrat dans l'alimentation.

Pour le moment, nous ne ferons que deux hypothèses concernant la fonctions  $\mu$  :

1.  $\mu$  est continument différentielle
2.  $\mu(0) = 0$ .

L'hypothèse 1 assure l'existence et l'unicité des solutions de (1.1).

L'hypothèse 2. assure qu'en l'absence de substrat, il n'y a pas croissance. Cette absence de croissance se traduit par une absence de consommation du substrat

**Remarque 1** *Dans toute la suite, nous supposons en fait que le taux de dilution  $D$  est strictement positif, puisque le cas  $D = 0$  caractérise un chemostat en batch, qui n'est pas représentatif de la culture en continu.*

### 1.3 Positivité:

Les systèmes biologiques du type du chemostat sont des systèmes dont les variables d'état sont positives. Il est important de vérifier que pour des conditions initiales positives ou nulles, les solutions du système (1.1) restent positives ou nulles.

**Théorème: (Non négativité de  $x$ )** Pour toute condition initiale

$$x_0 = x(0) \geq 0, \quad \text{on a} \quad x(t) \geq 0$$

**Preuve:** Par integration, on a

$$x(t) = \exp\left(\int_0^t \mu(s(u))du - Dt\right)x_0$$

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

$$x(0) \geq 0 \Rightarrow x(t) \geq 0$$

pour tout  $t$ , ainsi que

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

pour tout  $t$ . ■

**Théorème:(Non négativité de  $s$ )** Pour toute condition initiale, on a :

$$s_* = s(0) \geq 0 \implies s(t) \geq 0$$

**Preuve:**

Le Théorème 1 établit que  $x(t)$  reste positif ou nul pour toute condition initiale  $x_0 \geq 0$ , et ce, quel que soit le signe de  $s$  (il suffit de prolonger  $\mu(s)$  par 0 pour  $s < 0$ ). Il reste donc à vérifier que  $s$  ne peut pas non plus quitter  $R^+$ . Deux situations sont possibles:

$$s_* = s(0) = 0$$

$$s_* = s(0) > 0$$

Si  $s_* = 0$ , en remplaçant dans la première équation du système (1.1), en trouvant:

$$\frac{ds}{dt}(0) = D s_0 > 0$$

et par conséquent, pour  $t > 0$  petit,  $s(t) > 0$ . Ainsi, en changeant l'origine du temps, on se ramène au cas suivant. Soit  $(x(0), s(0)) = (x_0, s_*) \in (R^+ - \{0\}) \times (R^+ - \{0\})$ . Supposons  $\exists t_1 > 0$  tel que  $s(t_1) = 0$ , et que  $t_1$  soit le premier des tels  $t$  qui annule  $s(t)$  (i.e.,  $\forall t_2 \in [0, t_1[$  on a  $s(t_2) \neq 0$ ). On a alors

$$\frac{ds}{dt}(t_1) = D s_0 > 0$$

Or,

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

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

$$s(t_1) = 0$$

■

On a donc montré les résultats suivants:

– La seule solution telle que  $\exists t > 0, x(t) = 0$  est la solution triviale, correspondant à la condition initiale

$$x_0 = x(0) = 0.$$

– Pour des conditions initiales strictement positives, les solutions restent strictement positives.

Pour obtenir plus de renseignements sur le système, il va maintenant nous falloir préciser la nature de la fonction de croissance.

## 1.4 Fonctions de croissance:

Quelle que soit la nature précise des fonctions de croissance utilisées, nous ferons l'hypothèse qu'il s'agit de fonctions croissantes et bornées et à valeurs dans  $R^+$ . La bornitude rend compte du fait que la cellule ne peut absorber plus qu'une certaine quantité de nutriment. La non négativité des fonctions de croissance implique quant à elle qu'une cellule ne perd pas de masse (qu'elle ne "maigrisse" pas), en cas de privation de nourriture. Il n'y a donc pas d'échange dans le sens cellule-environnement.

Dans ce qui suit, nous supposons donc que, pour tout  $s \in R^+$ ,  $\mu(s)$  peut s'écrire de la façon suivante:

$$\mu(s) = \mu_{\max} \zeta(s) \quad (1.2)$$

où :  $\zeta : R^+ \rightarrow [0, 1]$  est continument différentielle. Nous supposons en outre que  $\zeta(0) = 0$ .

En supposant donc que  $x$  et  $s$  sont mesurés dans les mêmes unités, qu'il n'y a pas de maintenance, et que la fonction de croissance  $\mu$  est de la forme (1.2), le système (1.1) devient

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = -\mu_{\max} \zeta(s) x + D (s_0 - s) \\ \frac{dx}{dt} = (\mu_{\max} \zeta(s) - D)x \end{cases} \quad (1.3)$$

### Condition suffisante d'extinction:

Il est intéressant de remarquer que, pour toute fonction de croissance bornée, on anéantit la population si l'on utilise un taux de dilution supérieur à la borne supérieure de la croissance.

On parle souvent de lessivage ou de rinçage du chemostat. Ceci est énoncé dans le résultat suivant, qui donne une condition suffisante d'extinction de la population cellulaire dans le système.

### Théorème:(Lessivage)

Supposons que la fonction  $\mu(s)$  puisse s'écrire sous la forme (1.2).

Supposons que

$$\mu_{\max} < D$$

Alors le seul équilibre du système (1.3) est  $(0, s_0)$ , et  $(x(t), s(t)) \rightarrow (0, s_0)$ , quand  $t \rightarrow +\infty$  (i.e., l'équilibre est globalement asymptotiquement stable).

### 1.4.1 Modèle de Monod généralisé:

– Nous appellerons modèle de Monod généralisé un modèle de la forme de (1.3), où la fonction de croissance  $\mu$  vérifie les propriétés précédentes et admet une borne supérieure  $\mu_{\max}$  définie par:

$$\mu_{\max} = \lim_{s \rightarrow +\infty} \mu(s)$$

Le modèle considéré est donc:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = f_1(x, s) = (s_0 - s)D - \mu(s) x & (1.4.a) \\ \frac{dx}{dt} = f_2(x, s) = (\mu(s) - D)x & (1.4.b) \end{cases} \quad (1.4)$$

Sous cette forme générale, on peut étudier le système (1.4) .

### 1.4.2 Comportement du système:

Le comportement du système est ensuite aisé à étudier, tout au moins en ce qui concerne sa stabilité locale. Ceci est résumé dans le résultat suivant:

#### **Théorème:[1]**

Supposons que

$$0 < D < \mu(s_0)$$

Alors le système admet deux équilibres:

-Un équilibre trivial  $E_{triv} = (x_{triv}, s_{triv}) = (0, s_0)$ , instable.

-Un équilibre non trivial (intérieur)  $E_{int} = (x, s) = (s_0 - \mu^{-1}(D), \mu^{-1}(D))$ , localement asymptotiquement stable.

Supposons que

$$\mu(s_0) < D$$

Alors le système admet un seul équilibre, l'équilibre trivial  $E_{triv} = (x_{triv}, s_{triv}) = (0, s_0)$ , qui est localement asymptotiquement stable

**Preuve:** Les équilibres du modèle de Monod généralisé sont aisément calculés. Tout d'abord, de (1.4.b) ,il vient que l'équilibre trivial du système correspond au cas ou:

$$\frac{dx}{dt} = 0 \Leftrightarrow x = 0$$

Utilisant cette valeur dans (1.4.a) , on a alors l'équilibre trivial

$$E_{triv} = (x_{triv}, s_{triv}) = (0, s_0)$$

L'autre isocline nulle de (1.4.b) est donnée par  $\mu(s) = D$ .  $\mu$  étant une fonction croissante de  $s$ , une telle valeur  $s^*$  de  $s$  n'existe que si  $D < \mu_{\max}$ . Ainsi, la valeur d'équilibre  $s^*$  de  $s$  est telle que

$$\mu(s^*) = D.$$

on a:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = 0 \Leftrightarrow -\mu(s^*)x^* + D(s_0 - s^*) = 0 \\ \Leftrightarrow x^* = s_0 - s^* \quad \text{car } \mu(s^*) = D. \end{cases}$$

Ainsi l'équilibre non trivial du système est :

$$E_{int} = (s_{int}^*, x_{int}^*) = (s^*, s_0 - s^*)$$

Pour que cet équilibre ait une signification, il faut donc de plus que  $s_0 > s^*$ , ce qui exprimé en fonction de  $D$  et  $\mu$  (toujours du fait de la croissance de  $\mu$ ), implique que  $E_{int}$  n'existe que si  $\mu(s_0) > D$ . Pour résumer, si  $0 < D < \mu(s_0)$ , alors  $E_{triv}$  et  $E_{int}$  existent, alors que si  $D > \mu(s_0)$ , seul l'équilibre trivial  $E_{triv}$  existe. Les propriétés de stabilité locale de ces équilibres suivent ensuite rapidement. La matrice jacobienne de (1.4) en un point arbitraire  $(s, x)$  est donnée par:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial s} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial s} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\mu(s) & -\mu'(s)x - D \\ \mu(s) - D & \mu'(s)x \end{pmatrix}$$

les valeurs propres sont:

$$\det(A - \lambda I) = 0$$

c.à.d

$$(-\mu(s)).(\mu'(s)x) - (\mu(s) - D)(-\mu'(s)x - D) = 0$$

d'où

$$-D\mu(s) + D\mu'(s)x + D^2 = 0$$

ce qui est équivalent à

$$-D(\mu(s) - D - \mu'(s)x) = 0$$

donc les valeurs propres sont

$$\lambda_1 = -D < 0$$

et

$$\lambda_2(s, x) = \mu(s) - D - \mu'(s)x$$

En  $E_{triv}$ , on a:

$$\lambda_2(s_0, 0) = \mu(s_0) - D$$

tandis qu'en l'équilibre non trivial  $E_{int}$  (lorsqu'il existe), puisque  $\mu(s) = D$ , on a:

$$\lambda_2(s^*, x^*) = -\mu'(s^*)x^* < 0$$

Ainsi, pour  $\mu(s_0) < D$  l'équilibre non trivial  $E_{int}$  n'existe pas, et l'équilibre trivial  $E_{triv}$  est localement asymptotiquement stable. Ce dernier devient selle (admet deux valeurs propres, une positive et l'autre négative) pour  $D < \mu(s_0)$ , auquel cas l'équilibre non trivial  $E_{int}$  existe et est localement asymptotiquement stable. ■

## 1.5 Modèle de Monod:

Dans ce qui précède, nous avons utilisé des fonctions de croissance de forme générales, puis nous avons imposé qu'elles soient monotones croissantes. Bien que les dénominations ne soient pas entièrement fixées, la plupart des auteurs appellent modèle de Monod un modèle de Monod généralisé dans lequel la fonction de croissance a une forme particulière, dite de Michaelis-Menten.

### 1.5.1 Cinétique de Michaelis-Menten

La fonction de croissance de Michaelis-Menten est définie par

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

où :  $a$  est la constante de Michaelis-Menten.

m est le taux maximal du croissance.

donc le modèle de Monode s'écrit comme suit:

$$\begin{cases} s' = (s_0 - s)D - \frac{ms}{a+s}x \\ x' = x(\frac{ms}{a+s} - D) \end{cases} \text{ avec } s(0) \geq 0 \quad x(0) \geq 0 \quad (1.5)$$

### 1.5.2 L'étude du système de Monod:

Soit

$$W(t) = s_0 - s(t) - x(t)$$

on a :

$$W'(t) = -D W(t)$$

en effet:

$$W'(t) = -s'(t) - x'(t)$$

ce qui est équivalent à:

$$W'(t) = -[(s_0 - s)D - \frac{ms}{a+s}x] - [x(\frac{ms}{a+s} - D)]$$

c-à-d:

$$W'(t) = -D(s_0 - s(t) - x(t))$$

donc

$$W'(t) = -D W(t)$$

D'ou :

$$W(t) = ke^{-Dt}$$

Ceci implique que :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} W(t) = 0$$

on conclut que:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (s(t) + x(t)) = s_0 \quad (1.5)$$

Sur l'ensemble

$$\{t \in [0, +\infty[ \text{ telle que: } W(t) = 0\}$$

autrement dit:

$$\{t \in [0, +\infty[ \text{ telle que: } s(t) + x(t) = s_0\}$$

on a:

$$x' = x \left( \frac{m(s_0 - x)}{s_0 + a - x} - D \right) \quad 0 \leq x \leq s_0$$

Ceci implique que:

$$x' = x \left( \frac{m(s_0 - x)}{s_0 + a - x} - D \frac{s_0 + a - x}{s_0 + a - x} \right)$$

$\Leftrightarrow$

$$x' = x \left( \frac{m(s_0 - x) - D(a + (s_0 - x))}{s_0 + a - x} \right)$$

$\Leftrightarrow$

$$x' = x \left( \frac{(m - D)(s_0 - x) - \frac{aD}{m-D}(m - D)}{s_0 + a - x} \right)$$

$\Leftrightarrow$

$$x' = x \left( \frac{(m - D)(s_0 - \frac{aD}{m-D} - x)}{s_0 + a - x} \right) \quad (1.6)$$

Posons

$$\lambda = \frac{aD}{m - D}$$

Donc l'équation (1.6) s'est:

$$x' = x \left( \frac{(m - D)(s_0 - \lambda - x)}{s_0 + a - x} \right) \quad (1.7)$$

**Les points d'équilibres de l'équation (1.7) :**

Notons

$$f(x) = x \left( \frac{(m-D)(s_0 - \lambda - x)}{s_0 + a - x} \right)$$

Les points d'équilibres de cet équation différentielle (1.7) sont les solutions de l'équation:

$$f(x) = 0$$

c-à-d:

$$x \left( \frac{(m-D)(s_0 - \lambda - x)}{s_0 + a - x} \right) = 0$$

Ceci implique que  $x = 0$  et  $x = s_0 - \lambda$  sont les points d'équilibre de l'équation (1.7).

### la stabilité des points d'équilibres:

On a :

$$f(x) = x \left( \frac{(m-D)(s_0 - \lambda - x)}{s_0 + a - x} \right)$$

Donc la dérivée de  $f(x)$  est:

$$\begin{aligned} f'(x) &= \frac{m-D}{(s_0 + a - x)^2} ((s_0 - \lambda)x - x^2) + \left( \frac{m-D}{s_0 + a - x} \right) ((s_0 - \lambda) - 2x) \\ &= \left[ \frac{m-D}{s_0 + a - x} \right] \left[ \frac{(s_0 - \lambda)x - x^2}{s_0 + a - x} + (s_0 - \lambda) - 2x \right] \end{aligned}$$

**Au point d'équilibre  $x = 0$  on a:**

$$f'(0) = \left( \frac{m-D}{s_0 + a} \right) (s_0 - \lambda)$$

Pour  $m > D$  et sous la condition,  $\lambda > s_0$  on a  $f'(0) < 0$ , ce qui implique que le point d'équilibres  $x = 0$  est stable.

Un argument au lemme de Bulter-McGehee [5] permet alors de conclure que toute solution  $(x(t), s(t))$  à condition initial tend vers  $(0, s_0)$  en utilisant la formule (1.5) . .

**Au point d'équilibre**  $x = s_0 - \lambda$  **on a:**

$$\begin{aligned} f'(s_0 - \lambda) &= \left( \frac{m - D}{s_0 + a - (s_0 - \lambda)} \right) \left( \frac{(s_0 - \lambda)(s_0 - \lambda) - (s_0 - \lambda)^2}{s_0 + a - (s_0 - \lambda)} \right) \\ &\quad + (s_0 - \lambda) - 2(s_0 - \lambda) \\ &= \left( \frac{m - D}{\lambda + a} \right) (-(s_0 - \lambda)) \end{aligned}$$

Pour  $m > D$  et sous la condition  $\lambda < s_0$  on a  $f'(s_0 - \lambda) < 0$  ce qui implique que le point d'équilibre  $x = s_0 - \lambda$  est stable.

Un argument au lemme de Bulter-McGehee [5] permet alors de conclure que toute solution  $(x(t), s(t))$  à condition initial tend vers  $(s_0 - \lambda, \lambda)$  en utilisant la formule (1.5) .

Il faut noter que ces resultat ont été obtenus sur la variété  $W = 0$  ,le théorème de Thieme[6] permet de remonter au système de départ et de conclure les mêmes résultats obtenues sur la variété  $W = 0$

Aussi nous avons établir le théorème suivant:

**Théorème:**[5]

**Cas(i):** Supposons que  $m > D$  et  $\lambda > s_0$

Alors toute solution du système (1.7) satisfait:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s_0$$

et

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$$

**Cas(ii):**Supposons que  $m > D$  et  $\lambda < s_0$

Alors toute solution du système (1.7) satisfait:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = \lambda$$

et

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = s_0 - \lambda$$

### 1.5.3 Interprétation biologique:

1) Si le taux maximal de croissance est plus petite que le taux de dilution et la quantité du substrat consommée par les micro-organismes  $\lambda$  est plus grande

que le substrat initial  $s_0$  alors les micro-organismes s'éteignent et le substrat converge vers le substrat initial  $s_0$ .

2) Si le taux maximal de croissance est plus petite que le taux de dilution et la quantité du substrat consommée par les micro-organismes  $\lambda$  est plus petite

que le substrat initial  $s_0$  alors les micro-organismes convergent vers  $s_0 - \lambda$  et le substrat converge vers  $\lambda$ .

### 1.5.4 La compétition:

Un problème qui intéresse beaucoup d'auteurs, et ce dans un cadre beaucoup plus vaste que celui du chemostat, est celui de la compétition entre espèces. La question qui se pose est la suivante:

Deux (ou plusieurs) espèces dépendant d'une même ressource, peuvent-ils cohabiter? Si c'est le cas, on parle de coexistence, et sinon c-à-d si une seule des espèces se maintient tandis que les autres s'éteignent, on parle d'exclusion. Dans le cadre du chemostat, la ressource est bien entendu le substrat. La notion de coexistence peut se définir en termes de permanence.

On considère deux espèces  $x_1$  et  $x_2$  en compétition sur le substrat  $s$ . Les équations du modèle de monod généralisée s'écrivent:

$$\begin{cases} s' = (s_0 - s)D - \mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2 \\ x_1' = x_1(\mu_1(s) - D) \\ x_2' = x_2(\mu_2(s) - D) \end{cases} \quad s(0) > 0, x_1(0) > 0, x_2(0) > 0$$

Et dans le cas de monod (la fonction de croissance est celle de Michahis-Menten), les équations s'écrivent :

$$\begin{cases} s' = (s_0 - s)D - \frac{m_1 s}{a_1 + s} x_1 - \frac{m_2 s}{a_2 + s} x_2 \\ x_1' = x_1 \left( \frac{m_1 s}{a_1 + s} - D \right) \\ x_2' = x_2 \left( \frac{m_2 s}{a_2 + s} - D \right) \end{cases} \quad s(0) > 0, x_1(0) > 0, x_2(0) > 0 \quad (1.8)$$

### 1.5.5 L'étude de système de la compétition:

On propose le résultat suivant:

**Théorème:**

**Cas(i):** Si  $m_i > D$  pour  $i = 1, 2$  et  $s_0 < \min\{\lambda_1, \lambda_2\}$

Alors les deux espèces s'éteignent et le substrat se stabilise en  $s_0$ .

**Cas(ii):**

a) Si  $m_i > D$  pour  $i = 1, 2$  et  $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < s_0$

Alors l'espèce  $x_2$  s'éteint et l'espèce  $x_1$  tend vers  $s_0 - \lambda_1$  et le substrat tend vers  $\lambda_1$  où

$$\lambda_1 = \frac{Da_1}{m_1 - D}$$

b) Dans le cas où  $0 < \lambda_2 < \lambda_1 < s_0$

Alors l'espèce  $x_1$  s'éteint et l'espèce  $x_2$  tend vers  $s_0 - \lambda_2$  et le substrat tend vers  $\lambda_2$  où

$$\lambda_2 = \frac{Da_2}{m_2 - D}$$

**Remarque:**

Le cas(ii) s'appelle le principe d'exclusion compétitive

**Preuve:** cas(i) et (ii)

Soit

$$W(t) = s_0 - s(t) - x_1(t) - x_2(t)$$

donc

$$W'(t) = -D W(t)$$

d'où

$$W(t) = k e^{-Dt}$$

Ceci implique que :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} W(t) = 0$$

donc:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (s(t) + x_1(t) + x_2(t)) = s_0 \quad (1.9)$$

Alors le système (1.8) s'écrit sous la forme suivante:

$$\begin{cases} x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1(s_0 - W - x_1 - x_2)}{a_1 + (s_0 - W - x_1 - x_2)} - D \right) \\ x_2' &= x_2 \left( \frac{m_2(s_0 - W - x_1 - x_2)}{a_2 + (s_0 - W - x_1 - x_2)} - D \right) \end{cases}$$

Donc sur l'ensemble

$$\{t \in [0, +\infty[ \text{ telle que: } W(t) = 0\}$$

On a:

$$\begin{cases} x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1(s_0 - x_1 - x_2)}{a_1 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D \right) = f_1(x_1, x_2) \\ x_2' &= x_2 \left( \frac{m_2(s_0 - x_1 - x_2)}{a_2 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D \right) = f_2(x_1, x_2) \end{cases} \quad (1.10)$$

Les points d'équilibre du système (1.10) sont les solutions du système:

$$\begin{cases} f_1(x_1, x_2) = 0 \\ f_2(x_1, x_2) = 0 \end{cases}$$

c-à-d

$$\begin{cases} x_1 \left( \frac{m_1(s_0 - x_1 - x_2)}{a_1 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D \right) = 0 \\ x_2 \left( \frac{m_2(s_0 - x_1 - x_2)}{a_2 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D \right) = 0 \end{cases}$$

de la première équation on a:

$$x_1 = 0 \quad \text{ou bien} \quad \frac{m_1(s_0 - x_1 - x_2)}{a_1 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D = 0$$

Et de la deuxième équation on a:

$$x_2 = 0 \quad \text{ou bien} \quad \frac{m_2(s_0 - x_1 - x_2)}{a_2 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D$$

**1<sup>er</sup> cas:**  $x_1 = 0$  et  $x_2 = 0$ .

Dans ce cas la ,le point d'équilibre est  $(x_1, x_2) = (0, 0)$

**2<sup>er</sup> cas:**  $x_1 = 0$  et  $\frac{m_2(s_0 - x_1 - x_2)}{a_2 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D = 0$  :

En remplaçant  $x_1$  par 0 dans l'équation  $\frac{m_2(s_0 - x_1 - x_2)}{a_2 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D = 0$  ,en trouvant l'équation:

$$\frac{m_2(s_0 - x_2)}{a_2 + (s_0 - x_2)} - D = 0$$

qui est équivalente à:

$$m_2(s_0 - x_2) = D(a_2 + (s_0 - x_2))$$

d'où

$$(m_2 - D)(s_0 - x_2) = Da_2$$

donc

$$x_2 = s_0 - \frac{Da_2}{m_2 - D} = s_0 - \lambda_2 \quad \text{avec} \quad \lambda_2 = \frac{Da_2}{m_2 - D}$$

Donc le point d'équilibre est  $(x_1, x_2) = (0, s_0 - \lambda_2)$

**3<sup>ème</sup> cas:**  $x_2 = 0$  et  $\frac{m_1(s_0 - x_1 - x_2)}{a_1 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D = 0$  :

En remplaçant  $x_2$  par 0 dans l'équation  $\frac{m_1(s_0 - x_1 - x_2)}{a_1 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D = 0$  ,on a:

$$\frac{m_1(s_0 - x_1)}{a_1 + (s_0 - x_1)} - D = 0$$

qui est équivalente à:

$$m_1(s_0 - x_1) = D(a_1 + (s_0 - x_1))$$

d'où

$$(m_1 - D)(s_0 - x_1) = Da_1$$

donc

$$x_1 = s_0 - \frac{Da_1}{m_1 - D} = s_0 - \lambda_1 \quad \text{avec} \quad \lambda_1 = \frac{Da_1}{m_1 - D}$$

Donc le point d'équilibre est  $(x_1, x_2) = (s_0 - \lambda_1, 0)$

Donc les point d'équilibre sont:  $(0, 0)$  ;  $(s_0 - \lambda_1, 0)$  ;  $(0, s_0 - \lambda_2)$  avec

$$\lambda_1 = \frac{Da_1}{m_1 - D} \quad \text{et} \quad \lambda_2 = \frac{Da_2}{m_2 - D}$$

Pour étudier la stabilité de ces points d'équilibres il faut calculer la matrice jacobienne  $J(x_1, x_2)$  de système (1.10)

$$J(x_1, x_2) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x_1, x_2) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x_1, x_2) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x_1, x_2) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x_1, x_2) \end{bmatrix}$$

On a:

$$\begin{aligned} f_1(x_1, x_2) &= x_1 \left( \frac{m_1(s_0 - x_1 - x_2)}{a_1 + (s_0 - x_1 - x_2)} - D \right) \\ &= x_1 \left( \frac{(m_1 - D)(s_0 - x_1 - x_2 - \lambda_1)}{a_1 + (s_0 - x_1 - x_2)} \right) \\ &= \left( \frac{m_1 - D}{a_1 + s_0 - x_1 - x_2} \right) (-x_1^2 + ((s_0 - \lambda_1) - x_2)x_1) \end{aligned}$$

donc:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x_1, x_2) &= \left( \frac{m_1 - D}{(a_1 + s_0 - x_1 - x_2)^2} \right) (-x_1^2 + ((s_0 - \lambda_1) - x_2)x_1) \\ &\quad + \left( \frac{m_1 - D}{a_1 + 1 - x_1 - x_2} \right) (-2x_1 + (s_0 - \lambda_1) - x_2) \\ &= \left( \frac{m_1 - D}{a_1 + s_0 - x_1 - x_2} \right) \left( \frac{-x_1^2 + ((s_0 - \lambda_1) - x_2)x_1}{a_1 + s_0 - x_1 - x_2} \right. \\ &\quad \left. + (-2x_1 + (s_0 - \lambda) - x_2) \right) \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}
\frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x_1, x_2) &= \left( \frac{m_1 - D}{(a_1 + s_0 - x_1 - x_2)^2} \right) (-x_1^2 + ((s_0 - \lambda_1) - x_2)x_1) \\
&\quad + \left( \frac{m_1 - D}{a_1 + s_0 - x_1 - x_2} \right) (-x_1) \\
&= \left( \frac{m_1 - D}{a_1 + s_0 - x_1 - x_2} \right) \left( \frac{-x_1^2 + ((s_0 - \lambda_1) - x_2)x_1}{a_1 + s_0 - x_1 - x_2} - x_1 \right)
\end{aligned}$$

De même:

$$\begin{aligned}
f_2(x_1, x_2) &= \left( \frac{m_2 - D}{a_2 + s_0 - x_1 - x_2} \right) (-x_2^2 + ((s_0 - \lambda_2) - x_1)x_2) \\
\frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x_1, x_2) &= \left( \frac{m_2 - D}{a_2 + s_0 - x_1 - x_2} \right) \left( \frac{-x_2^2 + ((s_0 - \lambda_2) - x_1)x_2}{a_2 + s_0 - x_1 - x_2} - x_2 \right) \\
\frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x_1, x_2) &= \left( \frac{m_2 - D}{a_2 + s_0 - x_1 - x_2} \right) \left( \frac{-x_1^2 + ((s_0 - \lambda_2) - x_1)x_2}{a_1 + s_0 - x_1 - x_2} \right. \\
&\quad \left. + (-2x_2 + (s_0 - \lambda_2) - x_1) \right)
\end{aligned}$$

Donc:

**pour  $\mathbf{E}_1 = (0, 0)$  on a :**

$$A = J(0, 0) = \begin{pmatrix} \frac{(m_1 - D)(s_0 - \lambda_1)}{s_0 + a_1} & 0 \\ 0 & \frac{(m_2 - D)(s_0 - \lambda_2)}{1 + a_2} \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres:

$$\det(A - \alpha I) = 0$$

ce qui implique que:

$$\left( \frac{(m_1 - D)(s_0 - \lambda_1)}{s_0 + a_1} - \alpha_1 \right) \left( \frac{(m_2 - D)(s_0 - \lambda_2)}{1 + a_2} - \alpha_2 \right) = 0$$

donc:

$$\alpha_1 = \frac{(m_1 - D)(s_0 - \lambda_1)}{s_0 + a_1} \quad \text{et} \quad \alpha_2 = \frac{(m_2 - D)(s_0 - \lambda_2)}{s_0 + a_2}$$

sont les valeurs propres de la matrice  $A$

Comme  $m_1, m_2 > D$  et  $\lambda_1, \lambda_2 > s_0$ , les deux valeurs propres  $\alpha_1, \alpha_2$  sont négatives, ce qui implique que le point d'équilibre  $(0, 0)$  est stable.

Un argument au lemme de Bulter-McGehee [5] permet alors de conclure que toute solution  $(x_1(t), x_2(t), s(t))$  à condition initial tend vers  $(0, 0, s_0)$  en utilisant la formule (1.9).

**pour  $\mathbf{E}_2 = (s_0 - \lambda_1, 0)$  on a :**

$$A = J(s_0 - \lambda_1, 0) = \begin{pmatrix} \frac{(\lambda_1 - s_0)(m_1 - D)}{a_1 + \lambda_1} & 0 \\ \frac{(\lambda_1 - s_0)(m_1 - D)}{a_1 + \lambda_1} & \frac{(m_2 - D)(\lambda_1 - \lambda_2)}{\lambda_1 + a_2} \end{pmatrix}$$

Les valeur propres:

$$\det(A - \alpha I) = 0$$

ce qui implique que:

$$\left( \frac{(\lambda_1 - s_0)(m_1 - D)}{a_1 + \lambda_1} - \alpha_1 \right) \left( \frac{(m_2 - D)(\lambda_1 - \lambda_2)}{\lambda_1 + a_2} - \alpha_2 \right) = 0$$

donc:

$$\alpha_1 = \frac{(\lambda_1 - s_0)(m_1 - D)}{a_1 + \lambda_1} \quad \text{et} \quad \alpha_2 = \frac{(m_2 - D)(\lambda_1 - \lambda_2)}{\lambda_1 + a_2}$$

sont les valeurs propres de la matrice  $A$

Comme  $m_1, m_2 > D$  et  $\lambda_1 < \lambda_2 < s_0$ , les deux valeurs propres  $\alpha_1, \alpha_2$  sont négatives, ce qui implique que le point d'équilibre  $(s_0 - \lambda_1, 0)$  est stable.

Un argument au lemme de Bulter-McGehee [5] permet alors de conclure que toute solution  $(x_1(t), x_2(t), s(t))$  à condition initial tend vers  $(s_0 - \lambda_1, 0, s_0)$  en utilisant la formule (1.9)

**Pour  $\mathbf{E}_3 = (0, s_0 - \lambda_2)$  on a :**

$$A = J(0, s_0 - \lambda_2) = \begin{pmatrix} \frac{(\lambda_2 - \lambda_1)(m_1 - D)}{a_1 + \lambda_2} & \frac{(m_2 - D)(\lambda_2 - s_0)}{\lambda_2 + a_2} \\ 0 & \frac{(m_2 - D)(\lambda_2 - s_0)}{\lambda_2 + a_2} \end{pmatrix}$$

les valeurs propres:

$$\det(A - \alpha I) = 0$$

ce qui implique que:

$$\left(\frac{(\lambda_2 - \lambda_1)(m_1 - D)}{a_1 + \lambda_2} - \alpha_1\right)\left(\frac{(m_2 - D)(\lambda_2 - s_0)}{\lambda_2 + a_2} - \alpha_2\right) = 0$$

donc:

$$\alpha_1 = \left(\frac{(\lambda_2 - \lambda_1)(m_1 - D)}{a_1 + \lambda_2}\right) \text{ et } \alpha_2 = \frac{(m_2 - D)(\lambda_2 - s_0)}{\lambda_2 + a_2}$$

sont les valeurs propres de la matrice  $A$ .

Comme  $m_1, m_2 > D$  et  $\lambda_2 < \lambda_1 < s_0$  les deux valeurs propres  $\alpha_1, \alpha_2$  sont négatives, ce qui implique que le point d'équilibre  $(0, s_0 - \lambda_2)$  est stable.

Un argument au lemme de Bulter-McGehee [5] permet alors de conclure que toute solution  $(x_1(t), x_2(t), s(t))$  à condition initial tend vers  $(0, s_0 - \lambda_2, s_0)$  en utilisant la formule (1.9).

Il faut noter que ces resultat ont été obtenus sur la variété  $W = 0$ , le théorème de Thieme[6] permet de remonter au système de départ et de conclure les mêmes résultats obtenues sur la variété  $W = 0$

■

### 1.5.6 Interprétation biologique:

1) Si les deux quantités du substrat consommée par les deux micro-organismes  $\lambda_1; \lambda_2$  sont plus petit que le substrat initial  $s_0$  alors les deux micro-organismes

s'éteignent et le substrat converge vers le substrat initial  $s_0$ .

2) Si la quantité du substrat consommée par le premier micro-organisme  $\lambda_1$  est plus petit que la quantité du substrat consommée par le deuxième micro-

organisme  $\lambda_2$  alors le premier micro-organisme converge vers  $s_0 - \lambda_1$  et le deuxième s'éteint et le substrat converge vers  $\lambda_1$ .

# Partie I

## Chapitre 2 :

## 1.6 Introduction:

Dans ce chapitre nous représentons le modèle du chémostat avec retard et nous généralisons le principe d'exclusion compétitive pour ce modèle

le modèle du chémostat avec retard s'écrit comme suit

$$\begin{cases} s'(t) = (s^0 - s(t))D - \mu_1(s(t))x_1(t) - \mu_2(s(t))x_2(t) \\ x_1'(t) = -Dx_1(t) + \alpha_1\mu_1(s(t - \tau_1))x_1(t - \tau_1) \\ x_2'(t) = -Dx_2(t) + \alpha_2\mu_2(s(t - \tau_2))x_2(t - \tau_2) \end{cases} \quad (2.1)$$

où

$s$  est la quantité de substrat présente dans le chemostat.

$x_1$  est la biomasse présente dans le chemostat.

$x_2$  est une autre biomasse présente dans le chemostat.

$\mu : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$  est le taux de croissance spécifique de  $x$  et aussi le taux de consommation de  $s$  par  $x$ ,  $\mu(s) > 0$  pour  $s > 0$ .

$D \geq 0$  est le taux de dilution.

$s_0 \geq 0$  la concentration en substrat dans l'alimentation.

et  $\mu_i$  est une fonction de croissance qui vérifie les conditions suivantes:

$\mu_i : [0, \infty[ \rightarrow [0, \infty[$

$\mu_i(0) = 0$

$\mu_i$  est croissante

la dérivée de  $\mu_i$  est bornée.

Avec  $i=1,2$ .

Les conditions initiales de ce système prennent la forme:

$$s(t) = \varphi_0(t) \quad \text{pour } t \in [-\max\{\tau_1, \tau_2\}, 0]$$

et

$$x_1(t) = \varphi_1(t) \quad \text{pour } t \in [-\max\{\tau_1, \tau_2\}, 0]$$

et

$$x_2(t) = \varphi_2(t) \quad \text{pour} \quad t \in [-\max\{\tau_1, \tau_2\}, 0]$$

Donc sur l'ensemble:

$$C = \{ \varphi = (\varphi_0, \varphi_1, \varphi_2) : [-r, 0] \rightarrow \mathbb{R}^3 \quad \text{continue} \}$$

où

$$r = \max\{\tau_1, \tau_2\}$$

On a:

$$\pi(\varphi, t) = (s(\varphi_0, t), x_1(\varphi_1, t), x_2(\varphi_2, t)) \quad \text{est la solution du problème (2.1)}$$

## 1.7 Les points d'équilibres du système :

### Proposition:

Les points d'équilibres du système (2.1) sont:

$$(s_0, 0, 0), (\lambda_2, 0, \alpha_2(s^0 - \lambda_2)), (\lambda_1, \alpha_1(s^0 - \lambda_1)), (\lambda, x_1^*, x_2^*) \quad \text{telle que} \quad x_1^* + x_2^* = \alpha(s^0 - \lambda)$$

où:  $\lambda_1$  est la solution de l'équation  $\mu_1(\lambda_1) = \frac{D}{\alpha_1}$

$\lambda_2$  est la solution de l'équation  $\mu_2(\lambda_2) = \frac{D}{\alpha_2}$

**Preuve:** les points d'équilibres du système(2.1) sont la solution constante  $(s^*, x_1^*, x_2^*)$  du système (2.1) vérifiant le système d'équations:

$$\begin{cases} (s^0 - s^*)D - \mu_1(s^*)x_1^* - \mu_2(s^*)x_2^* & = 0 \\ -Dx_1^* + \alpha_1\mu_1(s^*)x_1^* & = 0 \\ -Dx_2^* + \alpha_2\mu_2(s^*)x_2^* & = 0 \end{cases}$$

Qui est équivalent à:

$$\left\{ \begin{array}{l} (s^0 - s^*)D - \mu_1(s^*)x_1^* - \mu_2(s^*)x_2^* = 0 \\ (-D + \alpha_1\mu_1(s^*))x_1^* = 0 \\ (-D + \alpha_2\mu_2(s^*))x_2^* = 0 \end{array} \right.$$

de la deuxième équation on a:

$$x_1^* = 0 \quad \text{ou bien} \quad -D + \alpha_1\mu_1(s^*) = 0$$

c-à-d:

$$x_1^* = 0 \quad \text{ou bien} \quad \mu_1(s^*) = \frac{D}{\alpha_1}$$

Et de la troisième équation on a:

$$x_2^* = 0 \quad \text{ou bien} \quad -D + \alpha_2\mu_2(s^*) = 0$$

c-à-d:

$$x_2^* = 0 \quad \text{ou bien} \quad \mu_2(s^*) = \frac{D}{\alpha_2}$$

**1<sup>er</sup> cas:**  $x_1^* = 0$  **et**  $x_2^* = 0$  :

La première équation du système (2.1) nous donne:

$$s^* = s_0$$

d'où  $(s^*, x_1^*, x_2^*) = (s_0, 0, 0)$  est une solution constante, autrement dit un point d'équilibre.

**2<sup>ème</sup> cas:**  $x_1^* = 0$  **et**  $\mu_2(s^*) = \frac{D}{\alpha_2}$  :

On note par  $\lambda_2$  la valeur de  $s^*$  telle que:

$$\mu_2(s^*) = \frac{D}{\alpha_2}$$

c-à-d

$$\mu_2(\lambda_2) = \frac{D}{\alpha_2}$$

De la première équation on a:

$$(s^0 - \lambda_2)D - \mu_1(s^*)0 - \frac{D}{\alpha_2}x_2^* = 0$$

c'est -à-dire:

$$(s^0 - \lambda_2)D - \frac{D}{\alpha_2}x_2^* = 0$$

qui est équivalent à:

$$x_2^* = \alpha_2(s^0 - \lambda_2)$$

Ansì  $(s^*, x_1^*, x_2^*) = (\lambda_2, 0, \alpha_2(s^0 - \lambda_2))$  est le deuxième point d'équilibre.

**3<sup>ème</sup> cas:**  $x_2^* = 0$  et  $\mu_1(s^*) = \frac{D}{\alpha_1}$  :

On note par  $\lambda_1$  la valeur de  $s^*$  telle que:

$$\mu_1(s^*) = \frac{D}{\alpha_1}$$

c-à-d

$$\mu_1(\lambda_1) = \frac{D}{\alpha_1}$$

De la première équation on a:

$$(s^0 - \lambda_1)D - \frac{D}{\alpha_1}x_1^* - \mu_2(s^*)0 = 0$$

c'est -à-dire:

$$(s^0 - \lambda_1)D - \frac{D}{\alpha_1}x_1^* = 0$$

qui est équivalent à:

$$x_1^* = \alpha_1(s^0 - \lambda_1)$$

Ansì  $(s^*, x_1^*, x_2^*) = (\lambda_1, \alpha_1(s^0 - \lambda_1), 0)$  est le troisième point d'équilibre.

**4<sup>ème</sup> cas:**  $\mu_1(s^*) = \frac{D}{\alpha_1}$  et  $\mu_2(s^*) = \frac{D}{\alpha_2}$  :

Pour

$$\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha$$

On a

$$\mu_1(s^*) = \mu_2(s^*) = \frac{D}{\alpha}$$

Il suit que

$$\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda$$

la première équation nous donne:

$$(s^0 - \lambda)D - \frac{D}{\alpha}x_1^* - \frac{D}{\alpha}x_2^* = 0$$

c-à-d:

$$s^0 - \lambda = \frac{x_1^* + x_2^*}{\alpha}$$

Qui est équivalent à:

$$x_1^* + x_2^* = \alpha(s^0 - \lambda)$$

Donc dans ce cas la ,le point d'équilibre est  $(s^*, x_1^*, x_2^*) = (\lambda, x_1^*, x_2^*)$  telle que  $x_1^* + x_2^* = \alpha(s^0 - \lambda)$  ■

## 1.8 l'étude du système (2.1):

**Lemme 1** Pour  $W(t) = s^0 - s(t) - \frac{1}{\alpha_1}x_1(t + \tau_1) - \frac{1}{\alpha_2}x_2(t + \tau_2)$

On a:

$$W'(t) = -DW(t)$$

c.à.d

$$W(t) = ke^{-Dt}$$

et par conséquence:

$$W(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0$$

c-à-d:

$$s(t) + \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\alpha_i} x_i(t + \tau_i) = s_0 + \varepsilon(t) \quad \text{avec} \quad \varepsilon(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0$$

**Preuve:** a) la dérivé de  $W(t)$  est donnée par

$$\begin{aligned}
 W'(t) &= -s'(t) - \frac{1}{\alpha_1}x_1'(t + \tau_1) - \frac{1}{\alpha_2}x_2'(t + \tau_2) \\
 &= -[(s^0 - s(t))D - \sum_{i=1}^2 \mu_i(s(t))x_i(t)] \\
 &\quad - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\alpha_i}(-Dx_1(t + \iota_1) + \alpha_1\mu_1(s(t - \iota_1 + \iota_1))x_1(t - \iota_1 + \iota_1)) \\
 &= -(s^0 - s(t) - \frac{1}{\alpha_1}x_1(t + \tau_1) - \frac{1}{\alpha_2}x_2(t + \tau_2))D \\
 &= -DW(t)
 \end{aligned}$$

b) on a :

$$W'(t) = -DW(t)$$

$\Rightarrow$

$$\frac{W'(t)}{W(t)} = -D$$

$\Rightarrow$

$$W(t) = ke^{-Dt}$$

c) On a

$$W(t) = ke^{-Dt}$$

Donc

$$W(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0$$

donc:

$$s(t) + \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\alpha_i}x_i(t + \tau_i) = s_0 + \varepsilon(t) \quad \text{avec} \quad \varepsilon(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0 \quad (2.2)$$

■

**Proposition:[2]**

Pour tout  $\varphi \in C$  avec  $\varphi(0) > 0, i = 1, 2$  on a:

la solution  $\pi(\varphi, t)$  de (2.1) reste positive et bornée pour  $t > 0$  et si  $\lambda_i < s^0$  pour  $i=1,2$  alors  $s(t) < s^0$  pour  $t$  assez grand

Pour démontrer cette proposition ,on a besoin du lemme suivant:

**Lemme 2** :[3]

Soit  $a \in ]-\infty, +\infty[$  et  $f : [a, +\infty[ \rightarrow \mathbb{R}$  une fonction différentiable

Si  $\lim_{t \rightarrow \infty} f(t)$  existe et elle est finie et sa dérivée  $f'(t)$  est uniformément continue , alors :

$$f'(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0$$

**Preuve:** On remarque que si  $s(\zeta) = 0$  pour  $\zeta > 0$ , alors la première équation du système nous donne:

$$s'(\zeta) = s_0 D - \mu_1(0)x_1(\zeta) - \mu_2(0)x_2(\zeta)$$

qui est équivalente à:

$$s'(\zeta) = s_0 D \quad \text{car } \mu_1(0) = 0 \text{ et } \mu_2(0) = 0$$

Donc

$$s'(\zeta) > 0$$

Ceci implique que

$$s(t) > 0 \quad \text{pour tout } t > 0$$

On a:

$$x_i(t) = \varphi_i(0)e^{-Dt} + \alpha_i \int_0^t e^{-D(t-\theta)} \mu_i(s(\theta - \tau_i))x_i(\theta - \tau_i) d\theta \quad i=1,2$$

alors

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

Et d'après (2.2) on a  $\pi(\varphi, t)$  est bornée .

Maintenant on va montrer que:

$$s(t) < s^0 \quad \text{sous la condition} \quad \lambda_i < s^0 \quad i = 1, 2$$

Supposons que

$$s(t) > s^0 \quad \text{pour } t \text{ assez grand}$$

alors

$$s'(t) \leq (s^0 - s(t))D < 0$$

c.à.d

$$s(.) \text{ est décroissante}$$

et comme  $s(.)$  est bornée alors la limite de  $s(t)$  est finie c'est à dire

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^*$$

et comme  $s(.)$  est décroissante et  $s(t) > s^0$  alors

$$s^* \geq s^0$$

et puisque on a

$$s^0 \geq \lambda_i$$

alors

$$s(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} s^* \geq s^0 \geq \lambda_i$$

c-à-d

$$s(t) > \lambda_i \quad \text{pour } t \text{ assez grand}$$

Soit

$$z(t) = x_i(t) + \alpha_i \int_{t-\tau_i}^t \mu_i(s(\theta))x_i(\theta) d\theta \quad (2.3)$$

donc

$$\begin{aligned}
z'(t) &= x_i'(t) + \alpha_i (\mu_i(s(t))x_i(t) - \mu_i(s(t - \tau_i))x_i(t - \tau_i)) \\
&= -Dx_i(t) + \alpha_i \mu_i(s(t - \tau_i))x_i(t - \tau_i) + \alpha_i \mu_i(s(t))x_i(t) \\
&\quad - \alpha_i \mu_i(s(t - \tau_i))x_i(t - \tau_i) \\
&= x_i(t) \cdot [-D + \alpha_i \mu_i(s(t))]
\end{aligned}$$

donc

$$z'(t) = x_i(t) \cdot [-D + \alpha_i \mu_i(s(t))] > 0 \quad \text{pour } t \text{ assez grand} \quad (2.4)$$

Et comme  $z(\cdot)$  est bornée alors:

$$z(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} z^* > 0$$

On a:

$$z''(t) = x_i'(t) \cdot [-D + \alpha_i \mu_i(s(t))] + x_i(t) s'(t) \mu_i'(s(t))$$

On a :

$\mu_i(s(\cdot))$  est bornée car  $\mu_i$  est continue et  $s(\cdot)$  est bornée

on a

$$x_i'(t) = -Dx_i(t) + \alpha_i \mu_i(s(t - \tau_i))x_i(t - \tau_i) \quad i=1,2$$

et comme  $\mu_i(s(\cdot)), x_i(\cdot)$  sont bornées alors

$x_i'(\cdot)$  est bornée

et on a aussi

$$s'(t) = (s^0 - s(t))D - \mu_1(s(t))x_1(t) - \mu_2(s(t))x_2(t)$$

Et comme  $\mu_i(s(\cdot)), x_i(\cdot), s(\cdot)$  sont bornées alors

$s'(\cdot)$  est bornée.

Il suit que

$z''(\cdot)$  est bornée car  $\mu_i(s(\cdot)), x_i(\cdot), s(\cdot), s'(\cdot), \mu_i'$  sont bornées

donc

$z'(\cdot)$  est uniformément continue.

Donc d'après le lemme2 on obtient:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} z'(\cdot) = 0.$$

et comme

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s_0 > \lambda_i.$$

donc d'après (2.4) ,on a:

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

il suit que:

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

ceci est contradiction avec:

$$z'(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} z^* > 0$$

Donc:

$$s(t) < s^0 \text{ sous la condition } \lambda_i < s^0 \quad i = 1, 2$$

■

**Théorème:[2]**

Pour toute solution positive  $\pi(\varphi, t)$  de (2.1)

Si  $\lambda_i \geq s_0$  pour  $i = 1, 2$  alors:  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$

**Preuve:** On peut voir d'après la preuve de la proposition précédente que:

$$s(t) \rightarrow s^0 \text{ qd } t \rightarrow +\infty \text{ ou } s(t) < s^0$$

Supposons que:  $s(t) \rightarrow s^0$  qd  $t \rightarrow +\infty$

On a

$$s'(t) = (s^0 - s(t))D - \mu_1(s(t))x_1(t) - \mu_2(s(t))x_2(t)$$

Donc:

$$\begin{aligned} s''(t) = & -s'(t)D - \mu_1(s(t))x_1'(t) - s'(t)\mu_1'(s(t))x_1(t) \\ & - \mu_2(s(t))x_2'(t) - s'(t)\mu_2'(s(t))x_2(t) \end{aligned}$$

et comme  $s(\cdot), s'(\cdot), x_i(\cdot), x_i'(\cdot), \mu_i(s(\cdot)), \mu_i'$  sont bornées alors

$$s''(\cdot) \text{ est bornée}$$

ce qui implique que

$$s'(\cdot) \text{ est uniformément continue.}$$

Donc d'après lemme2 on a:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s'(t) = 0$$

c.à.d

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} ((s^0 - s(t))D - \mu_1(s(t))x_1(t) - \mu_2(s(t))x_2(t)) = 0$$

ce qui est équivalent à:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left[ \sum_{i=1}^2 \mu_i(s(t))x_i(t) \right] = 0 \text{ pour } i = 1, 2 \text{ car } \lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^0$$

et comme  $\mu_i$  est croissante et positive pour  $i=1,2$   
alors

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

Maintenant, on va supposer que:

$$s(t) < s^0 \leq \lambda_i \quad i = 1, 2$$

et comme  $\mu_i$  est croissante pour  $i=1,2$  alors

$$\mu_i(s(t)) \leq \mu_i(\lambda_i)$$

qui est équivalente à

$$\mu_i(s(t)) \leq \frac{D}{\alpha_i} \quad \text{car } \mu_i(\lambda_i) = \frac{D}{\alpha_i} \quad i=1,2$$

donc:

$$z'(t) = x_i(t) \cdot (-D + \alpha_i \mu_i(s(t))) < 0 \quad \dots \quad \text{pour } t \text{ assez grand} \quad (2.5)$$

d'où

$$z'(t) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} z^* < 0$$

et on a:

$z'(\cdot)$  est uniformément continue (voir la preuve de la proposition 2)

donc d'après lemme2 on obtient::

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} z'(t) = 0$$

donc

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (x_i(t) \cdot [-D + \alpha_i \mu_i(s(t))]) = 0 \quad i=1,2 \quad (2.6)$$

Supposons qu'il existe une suite  $\{t_m\} \xrightarrow{m \rightarrow \infty} +\infty$  telle que

$$\lim_{m \rightarrow +\infty} x_i(t_m) > 0$$

alors la formule (2.6) donnera

$$\lim_{m \rightarrow +\infty} \mu_i(s(t_m)) = \frac{D}{\alpha_i} \quad i=1,2$$

c-à-d

$$\lim_{m \rightarrow +\infty} s(t_m) = \lambda_i \quad i=1,2$$

mais on a:

$$s(t_m) < s^0 \quad \text{et} \quad s^0 \leq \lambda_i$$

contradiction avec  $\lambda_i > s^0$

et si  $\lambda_i = s^0$  alors  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0 \quad i = 1, 2$

donc:

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

■

**Corollaire :**

Si  $\lambda_i \geq s^0$  pour tout  $i=1,2$  alors toute solution  $\pi(\varphi, t)$  du système (2.1) satisfait:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \pi(\varphi, t) = (s^0, 0, 0)$$

**Preuve:** Soit

$$\lambda_i \geq s^0 \quad \text{pour tout } i = 1, 2$$

alors d'après Le théorème précédent on a:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (s(t)) = s^0$$

et comme:

$$s(t) + \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\alpha_i} x_i(t + \tau_i) = s_0 + \epsilon(t) \dots (2.2).$$

alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left( \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\alpha_i} x_i(t) \right) = 0$$

ce qui implique que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left( \sum_{i=1}^2 x_i(t) \right) = 0 \quad \text{car } \alpha_1 \text{ et } \alpha_2 \text{ sont des constantes}$$

et puisque  $x_i(\cdot)$   $i=1,2$  est positive alors:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x_1(t)) = 0$$

et

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

■

### 1.8.1 Théorème principal:

Théorème:[2]

Si  $\lambda_1 < \lambda_2 < s^0$  alors toute solution positive du système:

$$\begin{cases} s'(t) = (s^0 - s(t))D - \mu_1(s(t))x_1(t) - \mu_2(s(t))x_2(t) \\ x_1'(t) = -Dx_1(t) + \alpha_1\mu_1(s(t - \tau_1))x_1(t - \tau_1) \\ x_2'(t) = -Dx_2(t) + \alpha_2\mu_2(s(t - \tau_2))x_2(t - \tau_2) \end{cases} \quad (2.1)$$

satisfait:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (s(t), x_1(t), x_2(t)) = (\lambda_1, \alpha_1(s^0 - \lambda_1), 0)$$

Soit  $(s(t), x_1(t), x_2(t))$  une solution positive du problème (2.1)

On définit:

$$y_i(t) = \frac{1}{\alpha_i} x_i(t + \tau_i) \quad \text{pour } i = 1, 2 \quad ..(2.7)$$

On a:

$$s(t) + \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\alpha_i} x_i(t + \tau_i) = s^0 + \epsilon(t)$$

est équivalent à

$$s(t) = s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(t) + \epsilon(t) \quad ..(2.8)$$

Donc  $(y_1(t), y_2(t))$  satisfait le système différentielle:

$$y_i'(t) = \frac{1}{\alpha_i} x_i'(t + \tau_i) = \frac{1}{\alpha_i} (-Dx_i(t) + \alpha_i \mu_i (s(t + \tau_i - \tau_i) + \epsilon(t)) x_i(t + \tau_i - \tau_i)) \quad i = 1, 2$$

c.à.d:

$$y_i'(t) = -Dy_i(t) + \alpha_i \mu_i (s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(t) + \epsilon(t)) y_i(t - \tau_i) \quad i = 1, 2 \quad (2.9)$$

et comme  $s(t), y_i(t)$   $i=1,2$  sont positives alors

$$\sum_{i=1}^2 y_i(t) \leq s^0 + \epsilon(t) \quad \text{pour tout } t > 0$$

On peut définir les nombres suivant:

$$\delta_i = \liminf_{t \rightarrow \infty} y_i(t)$$

et

$$\gamma_i = \limsup_{t \rightarrow \infty} y_i(t)$$

Il est claire que:

$$\delta_i < \gamma_i < s^0 \quad i = 1, 2$$

la preuve du théorème 2 est basée sur les 8 lemmes suivants:

**Lemme 3** :[4]

Soit  $f : R^+ \rightarrow R$  une fonction différentiable

Si  $\liminf_{t \rightarrow +\infty} f(t) < \limsup_{t \rightarrow +\infty} f(t)$  alors:

il existe deux suites  $\{u_n\}_{n \rightarrow +\infty} \rightarrow +\infty$  et  $\{v_n\}_{n \rightarrow +\infty} \rightarrow +\infty$  telle que:

$$\begin{aligned} f(u_n) &\xrightarrow{n \rightarrow +\infty} \limsup_{t \rightarrow +\infty} f(t) & \text{et} & \quad f'(u_n) = 0 \\ f(v_n) &\xrightarrow{n \rightarrow +\infty} \liminf_{t \rightarrow +\infty} f(t) & \text{et} & \quad f'(v_n) = 0 \end{aligned}$$

**Lemme 4** :[2]

On a  $\gamma_i \leq s^0 - \lambda_i$  pour  $i=1,2$

**Preuve:** du lemme 4

On suppose

$$\delta_i < \gamma_i \quad i=1,2$$

Comme  $y_i(\cdot)$  est une fonction différentiable

Donc d'après le lemme 3 :

$$\forall \varepsilon > 0 \quad \exists \text{ une suite } \{t_n\} \rightarrow +\infty \text{ telle que } \lim_{t \rightarrow +\infty} y_i(t_n) = \gamma_i \text{ et } y'_i(t_n) = 0$$

donc:

$$y_i(t_n - \tau_i) \leq \gamma_i + \varepsilon$$

il suit que:

$$\begin{aligned} Dy_i(t_n) &= \alpha_i \mu_i(s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(t_n) + \epsilon(t_n)) y_i(t_n - \tau_i) \\ &\leq \alpha_i \mu_i(s^0 - y_i(t_n) + \epsilon(t_n)) (\gamma_i + \epsilon) \end{aligned}$$

quand  $n \rightarrow +\infty$  on obtient:

$$D\gamma_i \leq \alpha_i \mu_i(s^0 - \gamma_i) (\gamma_i + \epsilon)$$

Comme  $\epsilon > 0$  est arbitraire, quand  $\epsilon \rightarrow 0$

on obtient:

$$D\gamma_i \leq \alpha_i \mu_i(s^0 - \gamma_i) \gamma_i$$

c.à.d

$$\frac{D}{\alpha_i} \leq \mu_i(s^0 - \gamma_i)$$

ce qui est équivalent à:

$$\mu_i(\lambda_i) \leq \mu_i(s^0 - \gamma_i) \quad \text{car} \quad \mu_i(\lambda_i) = \frac{D}{\alpha_i}$$

et comme  $\mu_i$  est croissante, alors:

$$s^0 - \gamma_i \geq \lambda_i$$

c-à-d:

$$\gamma_i \leq s^0 - \lambda_i$$

Maintenant, on suppose que

$$\delta_i = \gamma_i$$

donc:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} y_i(t) = \gamma_i$$

c-à-d:

$$\forall \varepsilon > 0 \quad y_i(t_n - \tau_i) \leq \gamma_i + \varepsilon \quad \text{pour } n > N_0$$

Pour  $i=1,2$

$y'_i(\cdot)$  est uniformément continue

En effet:

On a:

$$y'_i(t) = -Dy_i(t) + \alpha_i \mu_i (s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(t) + \epsilon(t)) y_i(t - \tau_i) \quad (2.9)$$

Comme  $y_i(\cdot)$  est bornée et  $\mu_i (s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(\cdot) + \epsilon(\cdot))$  est bornée ( car  $\mu_i$  est continue) alors:

$y'_i(\cdot)$  est bornée

on a aussi:

$$\begin{aligned} y''_i(t) &= -Dy'_i(t) + \alpha_i \mu_i (s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(t) + \epsilon(t)) y'_i(t - \tau_i) \\ &\quad - \sum_{i=1}^2 y'_i(t) \alpha_i \mu'_i (s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(t) + \epsilon(t)) y_i(t - \tau_i) \end{aligned}$$

Comme  $y'_i(\cdot), \mu_i (s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(\cdot) + \epsilon(\cdot))$  sont bornée alors

$y''_i(\cdot)$  est bornée

Ce qui implique que:

$y'_i(\cdot)$  est uniformément continue

Et d'après le lemme2 on obtient:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y'_i(t) = 0$$

Il suit que:

$$\begin{aligned} D\gamma_i &= \lim_{t \rightarrow +\infty} (\alpha_i \mu_i (s^0 - \sum_{i=1}^2 y_i(t) + \epsilon(t)) y_i(t - \tau_i)) \\ &\leq \alpha_i \mu_i (s^0 - \gamma_i) (\gamma_i + \epsilon). \end{aligned}$$

quand  $\epsilon \rightarrow 0$ , on obtient:

$$D\gamma_i \leq \alpha_i \mu_i (s^0 - \gamma_i) \gamma_i. \quad (2.10)$$

Si  $\gamma_i = 0$ , (2.10) est vraie

Si  $\gamma_i \neq 0$ : (2.10) nous donne

$$\frac{D}{\alpha_i} \leq \mu_i (s^0 - \gamma_i)$$

ce qui est équivalent à:

$$\mu_i(\lambda_i) \leq \mu_i(s^0 - \gamma_i) \quad \text{car } \mu_i(\lambda_i) = \frac{D}{\alpha_i}$$

et comme  $\mu_i$  est croissante, alors:

$$s^0 - \gamma_i \geq \lambda_i$$

c-à-d:

$$\gamma_i \leq s^0 - \lambda_i$$

■

Si  $\lambda_1 < \lambda_2$  alors le lemme suivant indique que le premier micro-organisme survira

**Lemme 5** : [2]

Supposons qu'on a :

$$\lambda_1 < \lambda_2$$

alors:

$$\delta_1 > 0$$

**Preuve:** D'après le lemme3 ,on peut choisir  $T > \tau_1$  telle que pour tout  $t \geq T$  :

$$\epsilon(t) > \frac{\epsilon}{3} \quad y_2(t) \leq (s^0 - \lambda_2) + \frac{\epsilon}{3}$$

Supposons par l'absurde que

$$\delta_1 = 0$$

On peut trouver  $t_0 \geq T$  telle que :

$$y_1(t_0) < \frac{\epsilon}{3}$$

On définit:

$$\begin{aligned} \sigma &= \min_{t \in [t_0 - \tau_1, t_0]} (y_1(t)) > 0 \\ \check{t} &= \sup\{t > t_0 - \tau_1 : y_1(u) \geq \sigma \quad \text{pour tout } u \in [t_0 - \tau_1, t]\} \end{aligned}$$

donc:

$$\sigma \leq \frac{\epsilon}{3} \quad , \quad t_0 < \check{t} < \infty$$

et

$$\begin{aligned} y_1(t) &\geq \sigma \quad \text{pour tout } t \in [t_0 - \tau_1, \check{t}] \\ y_1(\check{t}) &= \sigma \quad , \quad y_1'(\check{t}) \leq 0 \quad (2.11) \quad .. \end{aligned}$$

On remarque que:

$$\begin{aligned}
s^0 - y_1(\check{t}) - y_2(\check{t}) &\geq s^0 - \sigma - (s^0 - \lambda_2 + \frac{\varepsilon}{3}) + \epsilon(\check{t}) \\
&\geq s^0 - \frac{\varepsilon}{3} - (s^0 - \lambda_2) - \frac{\varepsilon}{3} - \frac{\varepsilon}{3} \\
&\geq s^0 - (s^0 - \lambda_2) - \varepsilon > \lambda_1
\end{aligned}$$

et comme  $\mu_1$  est croissante alors:

$$\mu_1(s^0 - y_1(\check{t}) - y_2(\check{t}) + \epsilon(\check{t})) \geq \mu_1(\lambda_1)$$

et comme:

$$\mu_1(\lambda_1) = \frac{D}{\alpha_1}$$

donc on obtient:

$$\mu_1(s^0 - y_1(\check{t}) - y_2(\check{t}) + \epsilon(\check{t})) > \frac{D}{\alpha_1}$$

et

$$\begin{aligned}
y_1'(\check{t}) &= -D y_1(\check{t}) + \alpha_1 \mu_1(s^0 - y_1(\check{t}) - y_2(\check{t}) + \epsilon(\check{t})) y_1(\check{t} - \tau_1) \\
&> -D \sigma + D \sigma = 0
\end{aligned}$$

contradiction avec (2.11), donc

$$\delta_1 > 0$$

■

Le lemme suivant concerne le comportement asymptotique du 2<sup>ème</sup> micro-organisme.

**Lemme 6** :[2]

*Si on a:*

$$\lambda_1 < \lambda_2$$

*alors:*

$$\delta_2 = \gamma_2 \quad \text{c.à.d} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) \text{ existe}$$

**Preuve:** Supposons que:

$$\delta_2 < \gamma_2$$

Le lemme1 nous donne une suite  $\{t_n\} \rightarrow +\infty$  telle que:

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} y_2(t_n) &= \gamma_2 \quad , \quad y_2'(t_n) = 0 \\ y_2(t_n - \tau_2) &< \gamma_2 + \varepsilon \quad , \quad y_1(t_n) \geq \delta_1 + \varepsilon \end{aligned}$$

la formule (2.9) implique que:

$$\begin{aligned} Dy_2(t) &= \alpha_2 \mu_2(s^0 - y_1(t_n) - y_2(t_n) + \epsilon(t_n)) y_2(t_n - \tau_2) \\ D\gamma_2 &\leq \alpha_2 \mu_2(s^0 - \delta_1 - \gamma_2 + \epsilon(t_n) + \epsilon)(\gamma_2 + \varepsilon) \end{aligned}$$

quand  $n \rightarrow +\infty$  et  $\varepsilon \rightarrow 0$  on obtient:

$$D < \alpha_2 \mu_2(s^0 - \delta_1 - \gamma_2)$$

ce qui implique

$$\frac{D}{\alpha_2} < \mu_2(s^0 - \delta_1 - \gamma_2)$$

d'où

$$\mu_2(\lambda_2) < \mu_2(s^0 - \delta_1 - \gamma_2) \quad \text{car} \quad \mu_2(\lambda_2) = \frac{D}{\alpha_2}$$

et comme  $\mu_2$  est croissante alors:

$$s^0 - \delta_1 - \gamma_2 > \lambda_2 \quad \dots(2.12)$$

Maintenant : pour tout  $\varepsilon > 0$  on applique le lemme2 et lemme3 pour obtenir une suite  $\{t_n\} \rightarrow \infty$  telle que:

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow +\infty} y_1(t_n) &= \delta_1 \quad , \quad y_1'(t_n) = 0 \\ y_1(t_n - \tau_1) &> \delta_1 - \varepsilon \quad , \quad y_2(t_n) \leq \gamma_2 + \varepsilon \end{aligned}$$

D'après la formule (2.9), il suit que:

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow +\infty} D y_1(t_n) &= \lim_{n \rightarrow +\infty} [\alpha_1 \mu_1 (s^0 - y_1(t_n) - y_2(t_n) + \epsilon(t_n)) y_1(t_n - \tau_1)] \\ D \delta_1 &\geq \alpha_1 \mu_1 (s^0 - \delta_1 - \gamma_2 - \epsilon) (\delta_1 - \epsilon) \end{aligned}$$

D'après le lemme3 on a

$$\delta_1 > 0$$

quand  $\epsilon \rightarrow 0$  on obtient:

$$D \geq \alpha_1 \mu_1 (s^0 - \delta_1 - \gamma_2)$$

Ce qui implique que:

$$s^0 - \delta_1 - \gamma_2 \geq \lambda_1 \quad ..(2.13)$$

De la formule(2.12) et la formule (2.13) on obtient :

$$\lambda_2 < \lambda_1$$

contradiction ■

**Lemme 7** :[2]

Si  $\delta_1 > 0$  et  $\delta_2 = \gamma_2$  alors:  $\delta_2 = \gamma_2 = 0$

**Preuve:** Supposons que

$$\delta_2 > 0$$

Comme:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) = \delta_2$$

et comme  $y_2'(\cdot)$  est uniformément continue alors d'après le

lemme2 on a:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} y_2'(t) = 0$$

La formule (2.9) nous donne:

$$D \delta_2 = \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} (\alpha_2 \mu_2 (s^0 - y_1(t) - y_2(t) + \epsilon(t)) y_2(t - \tau_2))$$

et comme  $\lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t - \tau_2)$  existe et elle finie et  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \mu_2 (s^0 - y_1(t) - y_2(t) + \epsilon(t))$  existe (car  $s^0 - y_1(\cdot) - y_2(\cdot) + \epsilon(\cdot)$  est bornée et  $\mu_2$  est continue) et elle est finie alors:

$$D \delta_2 = \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} (\alpha_2 \mu_2 (s^0 - y_1(t) - y_2(t) + \epsilon(t))) \cdot \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t - \tau_2)$$

et comme  $\mu_2$  est continue alors:

$$D \delta_2 = \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) = (\alpha_2 \mu_2 (\lim_{t \rightarrow +\infty} (s^0 - y_1(t) - y_2(t) + \epsilon(t)))) \cdot \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t - \tau_2)$$

d'où

$$D \delta_2 = \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) = (\alpha_2 \mu_2 (s^0 - \lim_{t \rightarrow +\infty} y_1(t) - \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) + \epsilon(t))) \cdot \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t - \tau_2)$$

il suit que:

$$y^* = \lim_{t \rightarrow \infty} y_1(t) \quad \text{existe}$$

et

$$s^0 - y^* - y_2(t) = \lambda_2 \quad (2.14).$$

Dans l'autre cas :

Soit  $0 < \varepsilon < \delta_1$ , choisissant  $T > 0$  telle que pour  $t \geq T$  :

$$y_1(t - \tau_1) \geq \delta_1 - \varepsilon$$

et

$$y_1(t) \leq y^* + \frac{\varepsilon}{3}$$

et

$$y_2(t) \leq \gamma_2 + \frac{\varepsilon}{3}$$

Donc pour  $t > T$  on a:

$$\begin{aligned}
y_1(t) &= y_1(T) e^{-D(t-T)} + \alpha_1 \int_T^t e_1^{-D(t-\theta)} \mu_1(s^0 - y_1(\theta) - y_2(\theta) + \epsilon(\theta)) y_1(\theta - \tau_i) d\theta \\
&\geq y_1(T) e^{-D(t-T)} + \alpha_1 \int_T^t e^{-D(t-\theta)} \mu_1(s^0 - y^* - \delta_2 - \epsilon)(\delta_1 - \epsilon) d\theta \\
&= y_1(T) e^{-D(t-T)} + \frac{\alpha_1}{D} \mu_1(s^0 - y^* - \delta_2 - \epsilon)(\delta_1 - \epsilon) [1 - e^{-D(t-T)}]
\end{aligned}$$

quand  $t \rightarrow \infty$  et  $\epsilon \rightarrow 0$  on obtient:

$$\delta_1 > \frac{\alpha_1}{D} \mu_1(s^0 - y^* - \delta_2) \delta_1$$

Ceci est équivalent à:

$$s^0 - y^* - \delta_2 \leq \lambda_1 \quad (2.15)..$$

ceci est une contradiction avec (2.14)

d'où

$$\delta_2 = 0$$

■

**Lemme 8** :[2]

Si  $\lim_{t \rightarrow \infty} y_2(t) = 0$  alors:  $\delta_1 = \gamma_1 = s_0 - \lambda_1$

**Preuve:** Dabord, montrons

$$\delta_1 > 0$$

Par l'absurde supposons que

$$\delta_1 = 0$$

Soit  $0 < \epsilon < s^0 - \lambda_1$  et trouvant:  $T > 0$  telle que  $y_2(t) < \frac{\epsilon}{3}$

Comme la preuve du lemme5 :

On peut trouver  $t_0 \geq T$   $0 < \sigma < \frac{\varepsilon}{3}$  et  $t_0 < \check{t} < t_1$

$$y_1(t) \geq \sigma \quad \text{pour tout } t \in [t_0 - \tau_1, \check{t}]$$

et

$$y_1(\check{t}) = \sigma$$

et

$$y_1'(\check{t}) \leq 0$$

Donc:

$$\begin{aligned} s^0 - y_1(\check{t}) - y_2(\check{t}) + \epsilon(\check{t}) &\geq s^0 - \sigma - \frac{\varepsilon}{2} \\ &\geq s^0 - \varepsilon > \lambda_1 \end{aligned}$$

c-à-d

$$y_1'(\check{t}) > 0$$

contradiction

Maintenant on va démontrer que

$$\delta_1 = \gamma_1$$

Supposons que :

$$\delta_1 < \gamma_1$$

Soit  $\varepsilon > 0$ , donc d'après le lemme 1, il existe une suite  $\{t_n\} \rightarrow +\infty$  telle que:

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow +\infty} y_1(t_n) &= \delta_1, \quad y_1'(t_n) = 0 \\ y_1(t_n - \tau_1) &> \delta_1 - \varepsilon, \quad y_2(t_n) \leq \varepsilon \end{aligned}$$

D'après (2.9) il suit que:

$$\begin{aligned} Dy_1(t_n) &= \lim_{n \rightarrow +\infty} [\alpha_1 \mu_1 (s^0 - y_1(t_n) - y_2(t_n) + \epsilon(t_n)) y_1(t_n - \tau_1)] \\ D\delta_1 &\geq \alpha_1 \mu_1 (s^0 - \delta_1 - \epsilon + \epsilon(t_n)) (\delta_1 - \epsilon) \end{aligned}$$

quand  $\epsilon \rightarrow 0$  on obtient:

$$D\delta_1 \geq \alpha_1 \mu_1 (s^0 - \delta_1) \delta_1$$

Ce qui implique que :

$$s^0 - \delta_1 < \lambda_1$$

c.à.d

$$\delta_1 > s^0 - \lambda_1$$

et d'après le lemme 3 on a:

$$\gamma_1 < s^0 - \lambda_1$$

On arrive à

$$\gamma_1 < \delta_1$$

contradiction

Donc:

$$\gamma_1 = \delta_1 \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} y_1(t) \text{ existe}$$

Comme  $y_1'(\cdot)$  est uniformément continue alors d'après le lemme 1 on obtient:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y_1'(t) = 0$$

donc

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} [-Dy_1(t) + \alpha_1 \mu_1 (s^0 - y_1(t) - y_2(t) + \epsilon(t)) y_1(t - \tau_1)] = 0$$

Ceci implique :

$$D\delta_1 = \alpha_1 \mu_1 (s^0 - \delta_1)$$

c.à.d

$$\delta_1 = s^0 - \lambda_1$$

■

**Preuve:** du théorème2:

Soit

$$\lambda_1 < \lambda_2$$

Le lemme6 nous donne

$$\delta_2 = \gamma_2 \quad \text{c.à.d} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} y_2(t) \text{ existe}$$

et le lemme 5 nous donne

$$\delta_1 > 0$$

donc d'après le lemme 7 on a:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (y_2(t)) = 0$$

c.à.d

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

et d'après le lemme 8 on a:

$$\delta_1 = \gamma_1 = s_0 - \lambda_1$$

c.à.d

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (x_1(t)) = s_0 - \lambda_1$$

donc d'après la formule (2.9) on obtient

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

■

# Bibliographie

- [1] JULIEN ARINO, *Modélisation structurée de la croissance du phytoplancton en chemostat*, Université Joseph Fourier – Grenoble 1, Sciences & Géographie. 2001
- [2] GAIL S .K.WOLKOWICZ AND HUAXING XIA , *Global asymptotic behavior of a chemostat model with discrete delays*, SIAM J .APPL.MATH. 1997
- [3] K. GOPALSAMY, *Stability and Oscillations in Delay Differential Equations of Population Dynamics*, Math. Appl., vol 74, Kluwer Academic, Dordrecht, 1992.
- [4] W.M. Hirsch, H. Hanisch, J.-P. Gabriel, *Differential equation models of some parasitic infections: methods for the study of asymptotic behavior*, Comm. Pure Appl. Math. 38 (1985) 733–753.
- [5] H.L. SMITH, P. WALTERMAN, « *The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition*, Cambridge University Press, 1995
- [6] H.R. THIEME, "Convergence results and Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equation" Journal of Mathematical Biology 30(1992)