



RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE
Ministère de L'enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
UNIVERSITÉ IBN KHALDOUN TIARET
FACULTÉ DE MATHÉMATIQUES ET DE L'INFORMATIQUES
Département de Mathématiques



MÉMOIRE MASTER

Présenter en vue de l'obtention du diplôme de master

Spécialité :

« Mathématiques »

Option :

« Analyse fonctionnelle et équations différentielles »

Présenté Par :

Salem Siham et Koura Chifaa

Sous L'intitulé :

Modélisation Mathématique et Simulation Numérique en Biologie

Soutenu publiquement le 12 / 06 / 2024
à Tiaret devant le jury composé de :

Mr Mahrouz Tayeb

MCA Université de Tiaret

Président

Mr Benmehidi Hammou

MCB Université de Tiaret

Examineur

Mr Dellel Mohamed

MCA Université de Tiaret

Encadreur

Année universitaire : 2023/2024

Remerciements

Au terme de ce travail, nous tenons tout d'abord à remercier le bon DIEU, le tout puissant de nous avoir accordé le courage, la patience, la volonté et surtout la santé pour réaliser ce modeste mémoire.

*Nos remerciements les plus chaleureux s'adressent à notre encadreur **Dr. Dellel Mohamed** pour l'honneur qu'il nous a fait en acceptant de nous encadrer, ainsi que pour son aide, et pour le temps qu'il nous a consacré pour la réalisation de ce travail.*

Nous tenons à remercier aussi les membres de jury pour l'honneur qu'ils nous ont accordé en évaluant notre travail. Nos remerciements vont également à tous les enseignants du département, qui ont veillé à nous former durant les cinq ans. Enfin, mes profonds remerciements vont également à toutes les personnes qui m'ont aidée et soutenue de près ou de loin.

Dédicaces

Je dédie ce mémoire à

Dans cet espace je souhaiterais dédier ce travail à mes très chers parents En premier lieu mes dédicaces vont droit à ma chère mère.

Tes encouragements et tes prières ont été d'un grands soutien pour moi je te remercie infiniment. Je remercie également mon cher père pour sa présence dans ma vie, de son soutien et tous ses sacrifices et ses précieux conseils, j'espère avoir réussi a te rendre fière chose que je tâcherai de continuer à faire.

-Je dédie également ce travail à mon frère «Yahia» et soeurs «Khaira» , «Roqaya» pour leurs conseils et leur soutien.

-A mes amis, merci à tous mes amis avec qui ont partagé des moments de ma vie au fil du temps

*A mes binôme **Siham***

Merci pour tous les moments que nous avons passés ensemble dans ce travail A ma promotion de Master 2 mathématique

2023/2024

Et Tous ceux que je connais de près ou de loin, merci à tous, sans exception.

Chifaa

Dédicace

Je dédie ce modeste travail :

*A celle qui a toujours garni mes chemins avec force et lumière,
et qui s'est sacrifiée pour mon bonheur et ma réussite, la plus
belle perle du monde... ma tendre mère.*

*A mon très cher père, écolier de mon enfance, qui a veillé tout au
long de ma vie à m'encourager, à me donner l'aide et protéger
moi.*

*Que DIEU leur procure bonne santé et longue vie. A mes
merveilleuses soeurs : «**Mokhetaria** », «**Jahida**», «**Assma**
», et à mes frères «**Abedjalil**», «**Rayan** »*

*Sans oublier tous mes amis proches qui m'ont encouragée tout au
long de la réalisation de ce mémoire.*

Siham

Table des matières

Remerciements	2
Dédicaces	3
Dédicaces	4
1 Compétition dans le chémostat	11
1.1 Introduction	11
1.2 Modèle du chémostat simple	11
1.3 Taux de croissance	14
1.4 Propriétés mathématiques du modèle	15
1.4.1 La fonction f est monotone et bornée	18
1.4.2 La fonction f n'est pas monotone	20
1.4.3 Compétition dans le chémostat	23
1.4.4 Le cas des fonctions de croissance non monotones	27
2 Chémostat avec inhibiteur interne	32
2.1 Introduction	32
2.1.1 Hypothèses sur le modèle	33
2.2 Existence et stabilité des équilibres	35
2.2.1 Existence des équilibres	35
2.2.2 Stabilité asymptotique locale des équilibres	38
2.2.3 Construction du diagramme opératoire	41
2.3 Exemples	43
2.3.1 Diagramme opératoire : Les courbes Γ_1 et Γ_2 se coupent	44
3 Compétition avec l'allélopathie	46
3.1 Introduction	46

3.2	Hypothèses sur le modèle	47
3.3	Existence et stabilité des équilibres	49
3.3.1	Existence des points d'équilibre	49
3.4	Stabilité asymptotique locale des équilibres	52
3.5	Construction du diagramme opératoire	55
3.6	Simulations numériques.	57
3.6.1	Apparition du cycle limite	59
3.6.2	Apparition d'une bifurcation hétéroclinique	60

Table des figures

1.1	schéma d'un chémostat en mode continu. le nutriment entre à un taux D et une concentration S^0 , Les organismes x et le substrat S effluent au même taux D	12
1.2	Taux de croissance (a) : de type Monod ; (b) : de type Haldane ; (c) : de type Holling III.	15
1.3	Diagramme opératoire du système (1.2) où f de type Monod puis de type Haldane	22
1.4	Diagramme opératoire du système 1.7 où les fonctions f_1 et f_2 sont monotones.	27
1.5	Exemple où les intervalles $[\lambda_1, \mu_1]$ et $[\lambda_2, \mu_2]$ peuvent (a) : ne pas être disjoints ; (b) : être disjoints.	30
1.6	Diagramme opératoire du système 1.7 ou la fonction f_1 est non monotone.	31
2.1	Fonction de croissance et définitions des concentrations d'équilibre : f_1 de type Monod.	34
2.2	Diagramme opératoire du système (2.1) où f_i sont donnés par (2.28). L'apparition de la région de bistabilité \mathcal{J}_4 . Les paramètres biologiques utilisés pour construire les Figs. 2.1(a,b) sont les mêmes, sauf que les valeurs de m_i et a_i ont été inversées.	45
3.1	Fonction de croissance et définitions des seuils de rentabilité (a) : f_1 de type Monod ; (b) : f_2 de type Haldane.	48

3.2	Diagrammes opératoires illustratifs dans le plan (S^0, D) : (a) cas $\bar{S} > S^m$, (b) cas $\bar{S} < S^m$. Les courbes $\Gamma_i, i = 0 \dots 9$, définies dans Table 3.2, séparent le plan opératoire (D, S^0) en quinze régions étiquetées $\mathcal{J}_k, k = 0 \dots 14$. L'existence et la stabilité des équilibres E_0, E_1, E_2^j et E_c^j dans les régions $\mathcal{J}_0, \mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_{14}$ de ces diagrammes sont présentés par le tableau 3.4.	58
3.3	(a) : Diagramme opératoire avec paramètres biologiques dans le tableau 3.5. (b) : Un zoom du diagramme opératoire à proximité des régions \mathcal{J}_{11} et \mathcal{J}_{12} .	59
3.4	Bifurcation de Hopf supercritique : (a) Variation d'une paire de valeurs propres complexes conjuguées. (b) Variation de la partie réelle correspondante en fonction de D montrant que son changement de signe à $D = D_{crit} \approx 0,501253$.	61
3.5	(a) : $(S^0, D) = (9.34, 0.502) \in \mathcal{J}_{12}$. Dans ce cas nous avons une bi-stabilité de E_c^2 et E_2^1 . (b) : $(S^0, D) = (9, 34, 0, 5) \in \mathcal{J}_{11}$. Dans ce cas E_c^2 perd sa stabilité à travers une bifurcation de Hopf supercritique (voir Figure 3.4) créant un cycle limite stable. Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 3.5. Nous utilisons les codes couleurs ; Vert : conditions initiales, Rouge : attracteurs locaux et Bleu : équilibres instables.	62
3.6	Bifurcation homoclinique (a) : $(S^0, D) = (9.34, 0.4998275)$. Après la bifurcation de Hopf, le cycle limite s'agrandit. (b) : $(S^0, D) = (9, 34, 0, 499)$. Le cycle limite perd sa stabilité (par bifurcation homoclinique) et le seul attracteur restant est E_2^1 . Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 3.5.	62
3.7	Projections du ω -limite définie dans les variables $\{x, y\}$ pour $D \in [0.499, 0.502]$ et $S^0 = 9.34$, ce qui révèle l'émergence d'un cycle limite à travers une bifurcation de Hopf et sa disparition par bifurcation hétéroclinique. La ligne rouge est pour des équilibres stables (Bleu quand instable). H : Hopf bifurcation.	63

Liste des tableaux

1.1	- Les équilibres et leur nature dans le cas <i>fde</i> "type Monod".	19
1.2	- Les équilibres et leur nature dans le cas <i>fde</i> "type Haldane".	22
1.3	- Existence et stabilité locale des équilibres du système 1.7.	25
1.4	- L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig 1.4.	26
1.5	- L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de fig 3.	30
2.1	Existence et stabilité des équilibres du système (2.1).	41
2.2	Existence et stabilité des équilibres du système (2.1) lorsque $\lambda_1 < S^0$ et $\lambda_2 < S^0$. La lettre S (resp. U) signifie stable (resp. instable) et aucune lettre signifie que l'équilibre n'existe pas.	42
2.3	Les valeurs des paramètres pour les cas (a), (b) de la fig. 2.2.	44
2.4	Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 2.2.	45
3.1	Existence et stabilité des équilibres du système (3.6).	54
3.2	Définitions des courbes Γ_i , $i = 1 \dots 9$, Dans le Diagramme opératoire.	56
3.3	Définitions des régions \mathcal{J}_k , $k = 0 \dots 14$, dans les diagrammes opératoires des figures 3.2 et 3.3.	57
3.4	Existence et stabilité des équilibres dans les régions des diagrammes opératoires des figures 3.2 et 3.3. La lettre S (resp. U) signifie stable (resp. instable). S'il n'y a pas de symbole, cela signifie que le point d'équilibre n'existe pas dans ce cas.	58
3.5	Valeurs des paramètres biologiques utilisées pour le modèle (3.6).	58

Introduction Générale

Dans ce travail, nous avons étudié des modèles de compétition de deux espèces microbiennes sur un seul nutriment dans un chémostat (appareil de culture en laboratoire de micro-organismes). L'objectif est de montrer la coexistence des espèces par divers mécanismes pour affirmer la biodiversité que l'on trouve dans les écosystèmes aquatiques et terrestres ainsi que dans les bioréacteurs. Le modèle de base du chémostat prédit que la coexistence de deux ou plusieurs espèces microbiennes en compétition pour un seul nutriment n'est pas possible. Seules les espèces ayant le plus faible seuil de croissance survivent. Ces espèces consomment moins de substrat que les autres pour atteindre l'état d'équilibre. Ce résultat est connu sous le nom de Principe d'Exclusion Compétitive. Cependant, ce principe contredit la grande biodiversité que l'on trouve dans la nature. Le mémoire est structuré comme suit :

Dans le chapitre un, nous introduisons le modèle mathématique de la croissance d'une seule espèce de micro-organismes sur une ressource. Les propriétés de ce modèle sont analysées pour les trois plus importantes classes de taux de croissance rencontrés en biotechnologie ; à savoir ceux limités ou inhibés par un substrat. Ensuite, nous introduisons en particulier le modèle mathématique de n espèces en compétition sur une seule ressource dans un chémostat.

Dans le chapitre deux et trois, nous nous intéressons à l'analyse d'un modèle mathématique de compétition, en chimie, entre deux espèces microbiennes pour un même substrat en présence d'un inhibiteur interne, où un concurrent produit une toxine mortelle pour l'autre concurrent (inhibition allélopathique).

Chapitre 1

Compétition dans le chimostat

1.1 Introduction

Un chimostat est un type particulier de bioréacteur, qui est un récipient fermé dans lequel des réactions biologiques ont lieu. On peut le comparer à des réactions chimiques bien connues. Dans un chimostat, des micro-organismes (tels que le phytoplancton, le zooplancton et les bactéries) sont placés en présence d'un élément limitant et d'autres éléments en quantités non limitées. En surveillant les changements de l'élément limitant, tout en maintenant tous les autres facteurs constants, on peut déterminer l'effet de cet élément sur les organismes cultivés. Un chimostat est un modèle d'écosystème contrôlé avec précision, ce qui nous permet d'étudier de manière précise les relations entre les éléments et les organismes vivants. Il a été utilisé pour la première fois en 1950 pour étudier les bactéries, puis pour étudier le phytoplancton en 1956.

1.2 Modèle du chimostat simple

La modélisation du chimostat simple doit prendre en compte deux aspects : la composante physique qui implique les flux de matière dus à la circulation de liquide, et la composante biologique qui englobe les processus biologiques qui se déroulent. À l'intérieur du chimostat, nous utilisons $S(t)$

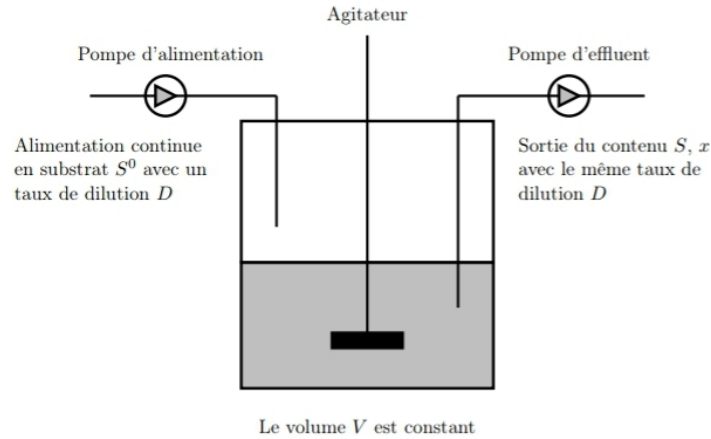


FIGURE 1.1 – schéma d'un chémostat en mode continu. le nutriment entre à un taux D et une concentration S^0 , Les organismes x et le substrat S effluent au même taux D

pour la concentration de substrat et $x(t)$ pour celle des micro-organismes à l'instant t (respectivement, S et x lorsqu'il n'y a pas d'ambiguïté possible).

La partie physique

aucun organisme n'entre dans la chambre du réacteur par le flux. La seule variation de la biomasse des organismes est due à la sortie, qui se produit au même taux D que l'entrée. Ainsi, nous avons :

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

Pour le substrat, nous prenons en compte le substrat entrant dans le chémostat à un taux de dilution D et à une concentration S^0 , ainsi que la quantité de substrat présente dans la cuve, qui est vidée par dilution. Par conséquent, nous avons :

$$\frac{dx}{dt} = DS^0 - DS$$

La partie biologique

les micro-organismes consomment le substrat pour leur croissance. Nous désignons par $f(S)$ le taux de croissance ou la fonction de croissance spécifique des micro-organismes correspondant à la consommation d'une quantité S de substrat. Ainsi, nous pouvons écrire :

$$\frac{dx}{dt} = f(S)x$$

La consommation de substrat par les microorganismes diminue la quantité de substrat à un taux $\sigma(S)$, appelé taux d'absorption, décrit par l'équation différentielle

$$\frac{dS}{dt} = -\sigma(S)x$$

En combinant les aspects physiques et biologiques, on obtient le modèle à une espèce de microorganismes :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - \sigma(S)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(S) - D)x \end{cases}$$

Le rapport :

$$\gamma(S) := \frac{f(S)}{\sigma(S)}$$

décrit le rendement de conversion du substrat S en biomasse x . On suppose que γ est constant, donc le taux de croissance est proportionnel au taux d'absorption. Cette constante de proportionnalité γ est appelée taux de conversion ou rendement de croissance. Le modèle s'écrit donc :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - \frac{f(S)}{\gamma}x \\ \frac{dx}{dt} = (f(S) - D)x \end{cases} \quad (1.1)$$

À ce stade, deux hypothèses sont faites concernant la fonction f :

1. La fonction $f : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$ est localement lipschitzienne.

2. $f(0) = 0$ et $f(S) > 0$ pour tout $S > 0$.

La première assure l'existence et l'unicité de solutions, tandis que la deuxième garantit qu'en l'absence de substrat, il n'y a pas de croissance. Dans la littérature, plusieurs classes de taux de croissance vérifiant ces hypothèses sont mentionnées.

1.3 Taux de croissance

En étudiant les aspects quantitatifs de la croissance des cultures bactériennes en fonction de la concentration du substrat limitant, plusieurs modèles cinétiques sont utilisés dans la littérature. Parmi eux :

1. La fonction de type Holling I :

$$f(S) = \alpha S$$

avec α un réel strictement positif.

2. La loi de Monod :

$$f(S) = \frac{mS}{K + S}$$

où m est le taux de croissance maximal et K est la constante de Michaelis-Menten (ou de demi-saturation).

3. La loi de Haldane :

$$f(S) = \frac{mS}{K + S + S^2/K_I}$$

avec m et K respectivement le taux de croissance maximal et la constante de demisaturation en absence d'inhibition, et K_I la constante d'inhibition.

4. La loi de Holling type III :

$$f(S) = \frac{mS^2}{K + S^2}$$

où m est le taux de croissance maximal et K la constante de demi-saturation. Le seuil de croissance, ou "break-even concentration" en anglais, est noté

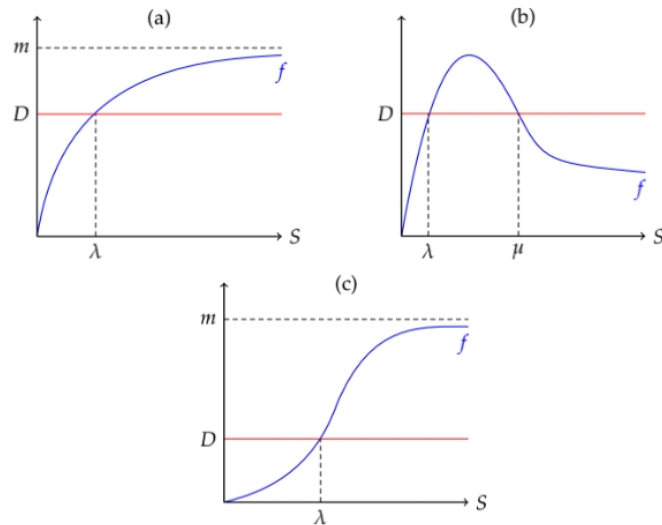


FIGURE 1.2 – Taux de croissance (a) : de type Monod ; (b) : de type Haldane ; (c) : de type Holling III.

λ lorsque la fonction f est de type Monod ou Holling III et que l'équation $f(S) = D$ admet une solution. Pour la loi de Haldane, si l'équation $f(S) = D$ admet deux solutions, elles sont notées λ et μ , avec $\lambda < \mu$.

1.4 Propriétés mathématiques du modèle

Dans cette section, nous examinons les propriétés mathématiques du modèle. Nous supposons que la fonction $S \mapsto f(S)$ est continue, possède une dérivée continue, est positive et nulle en 0. Tout d'abord, nous considérons qu'elle est croissante, puis nous introduisons la possibilité de phénomènes d'inhibition en la supposant croissante puis décroissante.

- Sans perte de généralité, nous pouvons toujours supposer que le taux

de rendement est égal à 1 ($\gamma = 1$). Ainsi, nous examinons le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - f(S)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(S) - D)x \end{cases} \quad (1.2)$$

- Les théorèmes d'existence et d'unicité s'appliquent. Comme nous supposons que μ possède une dérivée continue, le second membre [1.2](#) de l'équation a des dérivées partielles continues, ce qui permet l'application du théorème d'existence et d'unicité des solutions.

- L'axe horizontal est invariant. En effet, on peut facilement vérifier que pour toute valeur initiale de $S(0)$, la fonction

$$t \mapsto (S(t), x(t)) = (S^0 + (S(0) - S^0)e^{-Dt}, 0)$$

est une solution de [1.2](#).

- Les solutions restent positives. Les systèmes biologiques du type du chémostat sont des systèmes dont les variables d'état sont positives. Il est important de vérifier que pour des conditions initiales positives ou nulles, le système [1.2](#) reste positif ou nul. Pour cela il suffit de constater que :

$$S = 0 \implies \frac{dS}{dt} = DS^0 > 0$$

et donc aucune trajectoire ne peut quitter l'orthant positif \mathbb{R}^2 en traversant le demi-axe vertical. Comme le demi-axe horizontal est une trajectoire et que deux trajectoires ne peuvent pas se traverser à cause de l'unicité des solutions aucune trajectoire ne peut quitter l'orthant positif \mathbb{R}^2 en traversant le demi-axe horizontal.

- L'ensemble $\Omega = \{(S, x) \in \mathbb{R}^2 : S \geq 0, x \geq 0, S + x = S^0\}$ est attracteur positif invariant de toutes les solutions du système [1.2](#). Considérons la quantité, $z = S + x$. Dérivons :

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= \frac{dS}{dt} + \frac{dx}{dt} = (S^0 - S)D - f(S)x + f(S)x - Dx \\ &= D(S^0 - S) - Dx = D(S^0 - z) \end{aligned}$$

Ainsi,

$$z(t) = S^0 + (z(0) - S^0) e^{-Dt} \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} z(t) = S^0 \quad (1.3)$$

Lorsque $z \leq \max(S^0, z(0))$ pour tout (S, x) dans \mathbb{R}_+^2 , alors tous les trajectoires du système [1.2](#) sont bornées. De plus, l'ensemble Ω agit comme un attracteur pour toutes les trajectoires dans \mathbb{R}_+^2 . Sur cet ensemble, nous pouvons remplacer S par $S^0 - x$ dans la deuxième équation de [1.2](#), ce qui nous donne l'équation différentielle suivante pour x :

$$\frac{dx}{dt} = [f(S^0 - x) - D]x \quad (1.4)$$

Le comportement de la solution du système [1.2](#) est déterminé de la même manière que celui du système réduit [1.4](#).

- Les équilibres (ou régimes permanents, ou états stationnaires ...) sont obtenus lorsque

$$\begin{cases} 0 &= (S^0 - S) D - f(S)x \\ 0 &= (f(S) - D)x \end{cases} \quad (1.5)$$

De la deuxième équation, on déduit

$$x = 0 \text{ ou } f(S) = D.$$

Il existe toujours la solution $(S^0, 0)$ connue sous le nom de solution de "lessivage". Les autres solutions sont :

$$(S^*, x^*)$$

où S^* est une valeur de S telle que $f(S^*) = D$ et $x^* = S^0 - S^*$.

Pour continuer la discussion sur les équilibres, il est nécessaire d'obtenir des informations sur la fonction f . Pour cela, nous ferons des hypothèses sur la fonction $f(S)$ et examinerons le cas où il n'y a pas d'inhibition par le substrat, c'est-à-dire que la fonction $f(S)$ est croissante, et celui où il y a inhibition, c'est-à-dire que la fonction $f(S)$ est croissante puis décroissante.

1.4.1 La fonction f et monotone et bornée

Nous supposons que la fonction f appartient à la classe C^1 et satisfait les conditions suivantes :

(H1) : f est définie pour $S \geq 0$ et bornée.

(H2) : $f(0) = 0$ et $f'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Cette fonction est appelée "Monod" comme illustré dans la figure 1.2(a).

La bornitude reflète le fait que la cellule ne peut pas absorber plus qu'une certaine quantité de nutriments. Quant à la croissance positive des fonctions, cela signifie que la cellule ne perd pas de masse en cas de privation de nourriture. Par conséquent, il n'y a pas d'échanges cellule-environnement.

Les équilibres

Les équilibres sont les couples (S^*, x^*) pour lesquels les dérivées partielles sont nulles.

- L'équilibre de lessivage.

$$E_0(S^0, 0).$$

- L'équilibre strictement positif : Lorsque $D < \lim_{S \rightarrow +\infty} f(S)$, nous notons par $\lambda(D)$ la solution unique de l'équation $f(S) = D$; sinon, nous posons $\lambda = +\infty$. Si $\lambda < S^0$, alors le système 1.2 admet un deuxième équilibre. Par exemple, à l'état stationnaire où λ tel que $f(\lambda) = D$, la première équation s'écrit

$$0 = (S^0 - \lambda) D - Dx$$

On en déduit donc que

$$x^* = S^0 - \lambda$$

qui est bien positif car $\lambda < S^0$. Le régime permanent correspondant est l'équilibre strictement positif

$$E_1(\lambda, S^0 - \lambda).$$

Stabilité locale des équilibres

Nous savons qu'un équilibre est localement exponentiellement stable (LES) si les parties réelles des valeurs propres de la matrice jacobienne en ce point sont strictement négatives.

La matrice jacobienne du système [1.2](#) en E^* est égale à

$$J = \begin{bmatrix} -D - f'(S^*) x^* & -f(S^*) \\ f'(S^*) x^* & f(S) - D \end{bmatrix}$$

- La matrice jacobienne en $E_0(S^0, 0)$ est

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f(S^0) \\ 0 & f(S^0) - D \end{bmatrix}$$

Les deux valeurs propres sont $-D$ et $f(S^0) - D$. Ainsi, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable (LES) si et seulement si $D > f(S^0)$.

- Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire $\lambda < S^0$. La matrice jacobienne en $E_1(\lambda, S^0 - \lambda)$ est

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda) f'(\lambda) & -D \\ (S^0 - \lambda) f'(\lambda) & 0 \end{bmatrix}$$

La trace est strictement négatif et le déterminant strictement positif, donc les valeurs propres ont toutes deux une partie réelle strictement négative. On en déduit que E_1 est localement asymptotiquement stable : cet équilibre attire toutes les solutions voisines. En réalité, il attire toutes les solutions positives. Ces résultats sont résumés dans le tableau [1.1](#) :

	E_0	E_1
$\lambda > S^0$	LES	N'existe pas
$\lambda < S^0$	Instable	LES

TABLE 1.1 – - Les équilibres et leur nature dans le cas f de "type Monod".

1.4.2 La fonction f n'est pas monotone

Si la fonction f est croissante pour les petites valeurs de S , qu'elle atteint son maximum pour $S = \bar{S}$ puis qu'elle décroît vers 0 pour $S > \bar{S}$, on dit qu'il y a inhibition par le substrat.

Dans ce cas l'équation $f(S) = D$ peut avoir 0,1 ou 2 solutions. Nous supposons maintenant que la fonction f est de classe \mathcal{C}^1 satisfait les conditions suivantes :

(H1) : f est définie pour $S \geq 0$ et positive.

(H2) : $f(0) = 0$.

(H3) : il existe \bar{S} tel que $f'(S) > 0$ pour tout $0 \leq S < \bar{S}$ et $f'(S) < 0$ pour tout $S > \bar{S}$.

Cette fonction est appelée de type "Haldane" (voir Fig. 1.2(b)). Comme exemple de telle fonction on a la fonction de Haldane qui est :

$$f(S) = \frac{mS}{K + S + S^2/K_I}$$

où m , k et k_1 sont des constantes positives. Lorsque la constante d'inhibition K_1 tend vers l'infini, la fonction de Haldane tend vers la fonction de Monod. Dans le cas où $D < f(S)$, l'équation $f(S) = D$ possède deux solutions que nous notons λ et μ avec $\lambda < \mu$. Si $D > f(S)$ on pose $\lambda = +\infty$.

Les équilibres

Comme dans le cas précédent, les équilibres sont les couples (S^*, x^*) pour lesquels les dérivées sont nulles.

- L'équilibre de lessivage.

$$E_0(S^0, 0).$$

- Les équilibres strictement positifs. Si $\lambda < S^0$, on a l'équilibre :

$$E_1(\lambda, S^0 - \lambda).$$

Si $\mu < S^0$, on a de plus l'équilibre :

$$\bar{E}_1(\mu, S^0 - \mu).$$

Stabilité locale des équilibres

La matrice jacobienne est la même que dans le cas f monotone. On a pour les trois équilibres :

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f(S^0) \\ 0 & f(S^0) - D \end{bmatrix}$$

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda) f'(\lambda) & -D \\ (S^0 - \lambda) f'(\lambda) & 0 \end{bmatrix}$$

$$J(\bar{E}_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \mu) f'(\mu) & -D \\ (S^0 - \mu) f'(\mu) & 0 \end{bmatrix}$$

La différence entre $J(E_1)$ et $J(\bar{E}_1)$ réside dans le fait que dans le premier cas, $f'(\lambda) > 0$, tandis que dans le deuxième cas, $f'(\mu) < 0$, ce qui change la nature des équilibres. Il faut maintenant distinguer trois cas :

- Si $S^0 < \lambda$, le système possède un seul équilibre : le lessivage $E_0(S^0, 0)$, qui est globalement asymptotiquement stable.

- Si $\lambda < S^0 < \mu$, le système possède deux équilibres : le lessivage $E_0(S^0, 0)$, qui est instable, et l'équilibre $E_1(\lambda, S^0 - \lambda)$, qui est globalement asymptotiquement stable (voir Fig [1.3](#)).

- Si $\mu < S^0$, le système possède trois équilibres : le lessivage $E_0(S^0, 0)$, qui est localement asymptotiquement stable, l'équilibre $E_1(\lambda, S^0 - \lambda)$, qui est localement asymptotiquement stable également, ainsi que l'équilibre $\bar{E}_1(\mu, S^0 - \mu)$, qui est instable : il s'agit d'un point de selle dont les séparatrices stables divisent le quadrant positif en deux régions qui sont les bassins d'attraction de chacun des équilibres E_0 et E_1 ; on dit qu'il y a bistabilité.

Ces résultats sont résumés dans le tableau [1.2](#) :

	E_0	E_1	E_1
$\lambda > S^0$	LES	N'existe pas	N'existe pas
$\lambda < S^0 < \mu$	Instable	LES	N'existe pas
$\mu < S^0$	LES	LES	Instable

TABLE 1.2 – Les équilibres et leur nature dans le cas f de "type Haldane".

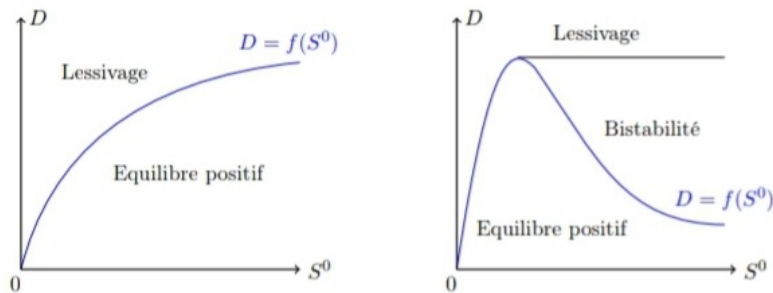


FIGURE 1.3 – Diagramme opératoire du système (1.2) où f de type Monod puis de type Haldane

Le diagramme opératoire

Maintenant, l'objectif est de décrire les diagrammes opératoires. Le diagramme opératoire que nous examinons montre comment le modèle se comporte lorsque nous modifions les paramètres de contrôle D et S^0 dans le système (1.2). Nous avons observé que le comportement asymptotique du modèle dépend des relations entre S^0 , $\lambda(D)$ et $\mu(D)$ résumées dans les tableaux (1.1) et (1.2). Ainsi, nous pouvons présenter les différentes possibilités de stabilité du point d'équilibre dans l'espace des paramètres (D, S^0) . Sur la Figure (1.3), les diagrammes opératoires sont représentés dans le cas où la fonction f est de type Monod puis Haldane.

1.4.3 Compétition dans le chémostat

Dans cette section, nous examinons la compétition entre plusieurs espèces de microorganismes dans un chémostat, où ils rivalisent pour une ressource limitante nécessaire à leur croissance. Nous proposons une généralisation multi-espèces du modèle de chémostat présenté précédemment, dont l'expression est la suivante :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - \sum_{i=1}^n f_i(S)x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = (f_i(S) - D)x_i, \quad i = 1 \dots n \end{cases} \quad (1.6)$$

Les $x_i(t)$ désignent la concentration de l'espèce i et n est le nombre d'espèces. La fonction $f_i(S)$ représente le taux de croissance de l'espèce i . Comme précédemment, nous supposons, sans perte de généralité, que les coefficients de rendement γ_i sont égaux à 1. La question posée est la suivante : Deux espèces (ou plus) dépendant d'une même ressource peuvent-elles cohabiter ? Si c'est le cas, on parle de coexistence, sinon, c'est-à-dire si une seule des espèces persiste tandis que les autres s'éteignent, on parle d'exclusion. Dans le cadre du chémostat, la ressource est bien entendu le substrat. La notion de coexistence peut se définir en termes de permanence. Nous considérons deux espèces x et y en compétition pour le substrat S . Les équations du modèle s'écrivent :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = (S^0 - S)D - f_1(S)x - f_2(S)y \\ \frac{dx}{dt} = (f_1(S) - D)x \\ \frac{dy}{dt} = (f_2(S) - D)y \end{cases} \quad (1.7)$$

Nous commençons tout d'abord par déterminer les équilibres du système 1.7 dans l'orthant positif.

Le cas des fonctions de croissance monotones

Nous assumons ici que toutes les fonctions f_i sont strictement croissantes.

Existence des points d'équilibre

Nous réitérons la définition du seuil de croissance introduite précédemment.

Définition

Pour l'espèce i , le seuil de croissance $\lambda_i(D)$ à une concentration S (s'il existe) est défini par l'équation $f_i(S) = D$, où D est le taux de dilution fixé. Si aucune solution à cette équation n'existe, on conventionne que $\lambda_i(D) = +\infty$. Comme la fonction f_i est strictement croissante pour $i = 1, 2$, alors nous notons par

$$\lambda_1(D) = f_1^{-1}(D) \text{ et } \lambda_2(D) = f_2^{-1}(D).$$

Supposons que (H1) et (H2) soient satisfaites. Le système [1.7](#) possède les points d'équilibre suivants :

- Le lessivage, $E_0(S^0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- L'équilibre d'extinction de y , $E_1(\lambda_1, S^0 - \lambda_1, 0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$.
- L'équilibre d'extinction de x , $E_2(\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$.

Stabilité locale des équilibres

Dans la suite, nous envisageons d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système [1.7](#). Nous supposons alors que tous les points d'équilibre sont hyperboliques, c'est-à-dire, leur stabilité est déterminée par leur linéarisation.

- À l'équilibre de lessivage E_0 , La matrice Jacobienne du système [1.7](#) est égale à

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f_1(S^0) & -f_2(S^0) \\ 0 & f_1(S^0) - D & 0 \\ 0 & 0 & f_2(S^0) - D \end{bmatrix}$$

La structure triangulaire de cette matrice donne les valeurs propres sur la diagonale. Ainsi, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$, ce qui est équivalent à $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$.

• Supposons que l'équilibre E_1 existe, c'est-à-dire $\lambda_1 < S^0$. À l'équilibre E_1 , la matrice Jacobienne du système [1.7](#) est égale à

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda_1) f_1'(\lambda_1) & -D & -f_2(\lambda_1) \\ (S^0 - \lambda_1) f_1'(\lambda_1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(\lambda_1) - D \end{bmatrix}$$

Cette matrice est décomposée en blocs, où la sous-matrice 2×2 constituée par les deux premières lignes et les deux premières colonnes correspond à celle du modèle du chémostat simple pour l'équilibre de nonlessivage de l'espèce 1. Les deux valeurs propres de cette sous-matrice sont strictement négatives selon l'étude précédente, et l'autre valeur propre est $f_2(\lambda_1) - D$. Ainsi, l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f_2(\lambda_1) < D$, ce qui équivaut à $\lambda_1 < \lambda_2$.

• De même, on peut facilement vérifier que l'équilibre E_2 , sous la condition d'existence $\lambda_2 < S^0$, est localement exponentiellement stable lorsque $\lambda_2 < \lambda_1$. Le Tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité locale des équilibres de [1.7](#). Ceci nous permet d'énoncer un résultat

Equilibres	Existence	L.E.S
E_0	Toujours	$\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$
E_1	$\lambda_1 < S^0$	$\lambda_1 < \lambda_2$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$\lambda_2 < \lambda_1$

TABLE 1.3 – - Existence et stabilité locale des équilibres du système [1.7](#).

mathématique sur l'exclusion compétitive à l'équilibre.

Proposition 1. *Sous les hypothèses **(H1)** et **(H2)**, lorsque les seuils de croissance $\lambda_i(D), i = 1, 2$ sont distincts, on observe ce qui suit :*

- Si $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$, l'équilibre de lessivage E_0 est le seul équilibre du système [1.7](#) qui soit localement exponentiellement stable.

- Si $\lambda_1 < \lambda_2 < S_0$, alors l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable tandis que les autres équilibres sont instables.

- Si $\lambda_2 < \lambda_1 < S_0$, alors l'équilibre E_2 est localement exponentiellement stable tandis que les autres équilibres sont instables.

Diagramme opératoire

Comme nous l'avons mentionné précédemment, nous considérons le diagramme opératoire qui résume les différentes possibilités d'équilibres stables dans le plan opératoire (D, S^0) . Sur la fig [1.4](#), on définit trois régions :

- Dans la région \mathcal{J}_1 , le lessivage E_0 est le seul équilibre du système puisque l'on a $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$. De plus, cet équilibre est stable.

- Dans la région $\mathcal{J}_2 \cup \mathcal{J}_3$, E_2 est le seul équilibre stable puisque l'on a $\lambda_2(D) < \lambda_1(D)$ et lorsque E_1 existe, il est instable.

- Dans la région $\mathcal{J}_4 \cup \mathcal{J}_5$, E_1 est le seul équilibre stable puisque l'on a $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$. Le tableau [1.4](#) montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_1 et E_2 dans les régions du diagramme opératoire de fig [1.4](#).

Regions	E_0	E_1	E_2
\mathcal{J}_1	S		
\mathcal{J}_2	I		S
\mathcal{J}_3	I	I	S
\mathcal{J}_4	I	S	I
\mathcal{J}_5	I	S	

TABLE 1.4 – L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig [1.4](#).

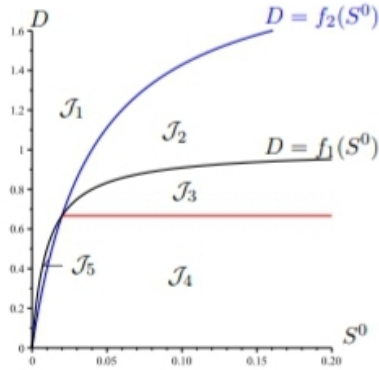


FIGURE 1.4 – Diagramme opératoire du système [1.7](#) où les fonctions f_1 et f_2 sont monotones.

1.4.4 Le cas des fonctions de croissance non monotones

Nous étudions le modèle [1.7](#) en tenant compte de fonctions de croissance plus générales. Nous considérons que les taux de croissance non monotones sont strictement croissants puis strictement décroissants. Plus précisément, les taux de croissance f_i , pour $i = 1, 2$, satisfont l'hypothèse suivante :

(H1) : Pour chaque $i = 1, 2$, la fonction f_i est positive avec $f_i(0) = 0$.

(H2) : Pour chaque $i = 1, 2$, il existe \bar{S}_i tel que $f'_i(S) > 0$ pour tout $0 \leq S < \bar{S}_i$ et $f'_i(S) < 0$ pour tout $S > \bar{S}_i$.

De plus, l'équation $f_i(S) = D$ a deux solutions positives λ_i et μ_i avec $\lambda_i < \mu_i$.

Existence des points d'équilibre

Sous les hypothèses **(H1)** et **(H2)**, les équilibres du système sont donc le lessivage E_0 et les équilibres pour lesquels $f_i(S^*) = D$. Il existe deux cas pour atteindre l'égalité $f_i(S^*) = D$: les équilibres E_i lorsque $\lambda_i < S^0$ et les équilibres \bar{E}_i lorsque les variables S_i et x_i sont μ_i et $S^0 - \mu_i$, respectivement, lorsque $\mu_i < S^0$.

Ainsi, le système [1.7](#) admet les points d'équilibre suivants :

- Le lessivage $E_0(S^0, 0, 0)$, qui existe toujours.

- L'équilibre $E_1(\lambda_1, S^0 - \lambda_1, 0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$.
- L'équilibre $\bar{E}_1(\mu_1, S^0 - \mu_1, 0)$, qui existe si et seulement si $\mu_1 < S^0$.
- L'équilibre $E_2(\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$.
- L'équilibre $\bar{E}_2(\mu_2, 0, S^0 - \mu_2)$, qui existe si et seulement si $\mu_2 < S^0$.

Stabilité locale des équilibres

Stabilité locale des points d'équilibre E_0 , E_1 et E_2 reste la même que dans la section précédente. Dans la suite, nous étudions la stabilité locale des points d'équilibre $\bar{E}_1(\mu_1, S^0 - \mu_1, 0)$ et $\bar{E}_2(\mu_2, 0, S^0 - \mu_2)$ lorsqu'ils existent, dans le cas où les taux de croissance f_i sont non monotones. L'étude de la stabilité locale de \bar{E}_2 est similaire à celle de \bar{E}_1 .

La matrice jacobienne en \bar{E}_1 est égale à :

$$J(\bar{E}_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \mu_1)f_1'(\mu_1) & -D & -f_2(\mu_1) \\ (S^0 - \mu_1)f_1'(\mu_1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(\mu_1) - D \end{bmatrix}$$

On peut facilement vérifier que $-(S^0 - \mu_1)f_1'(\mu_1)$ est une valeur propre strictement positive, donc l'équilibre \bar{E}_1 (lorsqu'il existe) ne peut pas être stable. La stabilité locale des équilibres du système [1.7](#) est donnée par le résultat suivant.

Proposition 2. *Supposons que (H1) et (H2) sont satisfaites. Lorsque les valeurs $\lambda_1(D)$ ou $\mu_1(D)$ ne coïncident pas avec les valeurs $\lambda_2(D)$ ou $\mu_2(D)$ ou S^0 , alors on a :*

- Si $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$, alors le lessivage E_0 est LES.
- L'équilibre E_1 (lorsqu'il existe) est LES si et seulement si $f_2(\lambda_1) < D$, c'est-à-dire $\lambda_1 < \lambda_2$ ou $\lambda_1 > \mu_2$.
- L'équilibre E_2 (lorsqu'il existe) est LES si et seulement si $f_1(\lambda_2) < D$, c'est-à-dire $\lambda_2 < \lambda_1$ ou $\lambda_2 > \mu_1$.
- Les équilibres \bar{E}_1 et \bar{E}_2 lorsqu'ils existent, sont toujours instables. Remarquons que l'équilibre E_2 est stable lorsque $\lambda_2 > \mu_1$. Ainsi, nous retrouvons que l'équilibre E_1 correspondant au plus petit lambda ($\lambda_1 < \lambda_2$) est

stable. Cependant, contrairement au cas où les fonctions f_i sont monotones, il est possible d'obtenir la stabilité des deux équilibres E_1 et E_2 lorsque $\lambda_2 \notin]\lambda_1, \mu_1[$. Cette situation signifie que l'union $] \lambda_1, \mu_1[\cup] \lambda_2, \mu_2[$ n'est pas simplement un intervalle mais plutôt l'union de deux intervalles disjoints (voir Fig 1.5(b)). De manière analogue au cas des fonctions monotones, nous avons la proposition suivante.

Proposition 3. Soit l'ensemble

$$\xi(S^0, D) =] \lambda_1, \mu_1[\cup] \lambda_2, \mu_2[\cap] 0, S^0[$$

- Le lessivage E_0 est LES lorsque $S^0 \notin \xi(S^0, D)$
- Lorsque $\xi(S^0, D)$ est non vide, il s'écrit comme union de deux intervalles disjoints :

$$\xi(S^0, D) = [\lambda_1, \min(\mu_1, S^0) [\cup] \lambda_2, \min(\mu_2, S^0) [.$$

Alors le système 1.7 admet deux équilibres E_1 et E_2 localement exponentiellement stables.

- Lorsque $\xi(S^0, D)$ n'est pas vide, elle est exprimée sous forme d'un seul intervalle :

$$\xi(S^0, D) =] \lambda_i, \min(\mu_i, S^0) [, \quad i = 1, 2.$$

Alors, le système 1.7 possède des équilibres localement exponentiellement stables E_i . Il est important de noter que lorsque le système possède plusieurs équilibres stables, l'équilibre atteint par les trajectoires du système dépend de la condition initiale. Comme précédemment, nous examinons le diagramme opératoire qui résume l'existence et la stabilité des équilibres dans le plan opératoire (D, S^0) . Sur la Fig. 1.6, trois régions sont définies :

- Dans la région \mathcal{J}_1 , l'équilibre de lessivage E_0 est le seul équilibre du système car $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$. De plus, cet équilibre est stable.
- Dans la région \mathcal{J}_2 , E_2 est le seul équilibre stable car $f_1(\lambda_2(D)) < D$.

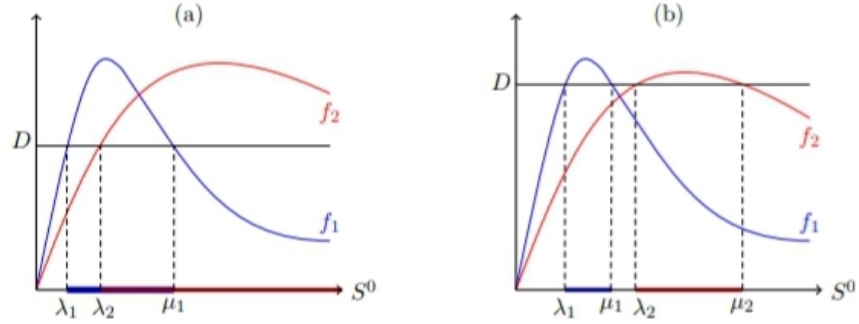


FIGURE 1.5 – Exemple où les intervalles $]\lambda_1, \mu_1[$ et $]\lambda_2, \mu_2[$ peuvent (a) : ne pas être disjoints ; (b) : être disjoints.

- Dans la région $\mathcal{J}_4 \cup \mathcal{J}_5 \cup \mathcal{J}_6$, E_1 est le seul équilibre stable car $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$.

- Dans la région \mathcal{J}_7 , les équilibres E_1 et E_2 sont localement exponentiellement stables puisque $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$ et $\lambda_2(D) > \mu_1(D)$. Il y a donc une bistabilité avec deux bassins d'attraction.

- Dans la région \mathcal{J}_3 , les équilibres E_0 et E_1 sont localement exponentiellement stables. Il y a donc une bistabilité avec deux bassins d'attraction.

Le tableau 1.5 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_1 et E_2 dans les régions du diagramme opératoire de la Fig 3.

Regions	E_0	E_1	\bar{E}_1	E_2
\mathcal{J}_1	S			
\mathcal{J}_2	I			S
\mathcal{J}_3	I	S	I	S
\mathcal{J}_4	I	S	I	I
\mathcal{J}_5	I	S		I
\mathcal{J}_6	I	S		
\mathcal{J}_7	S	S		

TABLE 1.5 – - L'existence et stabilité des équilib dans les régions du diagramme opératoire de fig 3.

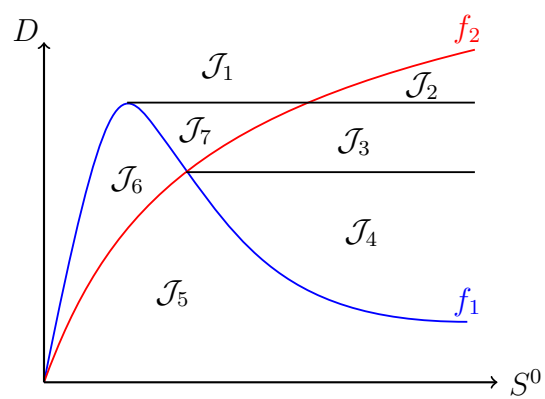


FIGURE 1.6 – Diagramme opératoire du système [1.7](#) où la fonction f_1 est non monotone.

Chapitre 2

La compétition dans le chémostat avec inhibiteur interne létal

2.1 Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à l'analyse d'un modèle mathématique pour la compétition, dans un chémostat, entre deux espèces microbiennes pour une seule substrat en présence d'un inhibiteur interne, où l'un des deux concurrents produit une toxine qui est mortel pour l'autre concurrent (inhibition allélopathique). Ce modèle généralise celui proposé par Hsu et Waltman [17] où les taux de croissance spécifiques sont de Monod. Nous en étudions le comportement asymptotique local des équilibres, et les bifurcations selon le taux de dilution et la concentration à l'entrée du chémostat. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - f_1(S)x - f_2(S)y \\ x' &= [f_1(S) - D - \gamma p]x \\ y' &= [(1 - k)f_2(S) - D]y \\ p' &= kf_2(S)y - Dp. \end{cases} \quad (2.1)$$

avec $S(0) \geq 0$, $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ et $p(0) \geq 0$. Ici $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t (nutriment), $x(t)$ et $y(t)$ sont les concentrations des compétiteurs et $p(t)$ est la concentration de l'inhibiteur. S^0 est la concen-

tration du substrat à l'entrée du chémostat, D est le taux de dilution dans le chémostat. k est la proportion de la croissance allouée à la production de toxine. La quantité $f(p)$ représente le degré d'inhibition de p sur le taux de croissance de x . Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, représentent les taux de croissance des compétiteurs.

Ce modèle a été étudié par Hsu et Waltman [17] dans le cas où les fonctions f_1 et f_2 sont tous les deux de type Monod, C'est-à-dire pour $S \geq 0$,

$$f_1(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S} \quad \text{et} \quad f_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S}, \quad (2.2)$$

où μ , m_i , a_i , $i = 1, 2$ sont des paramètres constants positifs.

Ici, à l'exception des deux paramètres opératoires (ou de contrôle), qui sont le taux de dilution D et le substrat entrant S^0 , tous les autres paramètres sont des paramètres biologiques qui dépendent des organismes, des substrats et l'inhibiteur considéré.

2.1.1 Hypothèses sur le modèle

Dans ce travail, nous considérons le modèle général (2.1) sans restreindre au cas particulier des fonctions de croissance f_i de type de Monod (2.2). Nous considérons des fonctions plus générales. Nous supposons seulement que les fonctions f_1 et f_2 dans le système (2.1) sont de classe \mathcal{C}^1 satisfont la condition suivante :

(H1) $f_1(0) = 0$, $f_1(+\infty) = m_1$ et $f_1'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Ce hypothèse est satisfaite notamment par les fonctions de croissance suivantes :

$$f_1(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S} \quad \text{et} \quad f_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S},$$

où m_1 , m_2 désignent les taux de croissance maximaux des concurrents ; a_1 , a_2 désignent les constantes de Michaelis-Menten (ou demi-saturation).

Lorsque l'équation $f_i(S) = D$, $i = 1, 2$ a une solution, elle est unique et nous définissons alors le seuil de rentabilité comme :

$$\lambda_i(D) = f_i^{-1}(D), \quad i = 1, 2, \quad (2.3)$$

sinon, on met $\lambda_i = +\infty$. Nos résultats pourront alors être appliqués pour n'importe quel taux de croissance monotone.

Maintenant, définissons la fonction g par

$$g(S) = f_1(S) - D - \gamma k (S^0 - S), \quad \text{pour } S \in (0, S^0).$$

En utilisant **(H1)**, pour tout $S \in (0, S^0)$ nous avons $g'(S) > 0$, $g(0) = -D - \gamma k S^0 < 0$ et $g(S^0) = f_1(S^0) - D$. Par conséquent, lorsque $\lambda_1 < S^0$, l'équation $g(S) = 0$ admet une solution unique que nous notons $\hat{\lambda}(D, S^0)$:

$$g(\hat{\lambda}) = 0. \quad (2.4)$$

Puisque $g(\lambda_1) = -\gamma k (S^0 - \lambda_1) < 0$ nous avons

$$\lambda_1(D) < \hat{\lambda}(D, S^0). \quad (2.5)$$

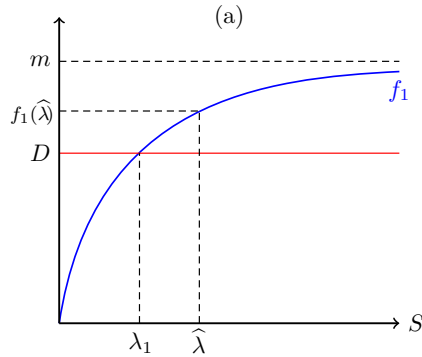


FIGURE 2.1 – Fonction de croissance et définitions des concentrations d'équilibre : f_1 de type Monod.

2.2 Existence et stabilité des équilibres

2.2.1 Existence des équilibres

Les points d'équilibre du système (2.1) sont les solutions de l'ensemble des équations

$$\begin{cases} 0 = (S^0 - S)D - f_1(S)x - f_2(S)y \\ 0 = [f_1(S) - D - \gamma p]x \\ 0 = [(1 - k)f_2(S) - D]y \\ 0 = kf_2(S)y - Dp. \end{cases} \quad (2.6)$$

La deuxième équation est équivalente à

$$x = 0 \quad \text{ou} \quad f_1(S) - D - \gamma p = 0,$$

et de la troisième équation de (2.6), on déduit que

$$y = 0 \quad \text{or} \quad (1 - k)f_2(S) = D.$$

Par conséquent, outre l'équilibre de lessivage $E_0 = (S^0, 0, 0, 0)$ où les deux populations sont lessivées, qui existe toujours, le système (2.1) présente les types d'équilibres suivants :

- E_1 : $x > 0$ et $y = 0$, où l'espèce y est disparue tandis que l'espèce x survit.
- E_2 : $x = 0$ et $y > 0$, où l'espèce x est disparue tandis que l'espèce y survit.
- E_c : $x > 0$ et $y > 0$, où les deux espèces sont maintenues.

L'existence d'équilibres du système (2.1) est énoncée par le résultat suivant :

Proposition 4. *Le système (2.1) possède au plus quatre équilibres :*

- L'équilibre de lessivage $E_0 = (S^0, 0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- L'équilibre $E_1 = (\lambda_1, S^0 - \lambda_1, 0, 0)$ d'extinction de l'espèce y . Cet équilibre existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$.
- L'équilibre $E_2 = (\lambda_2, 0, (S^0 - \lambda_2)(1 - k), (S^0 - \lambda_2)k)$ d'extinction de l'espèce x . Cet équilibre existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$.

- L'équilibre de coexistence $E_c = (\lambda_2, x_c, y_c, p_c)$, où p_c , y_c et x_c sont donnés par

$$p_c = \frac{f_1(\lambda_2) - D}{\gamma}, \quad y_c = \frac{1 - k}{k} p_c, \quad x_c = \frac{D}{f_1(\lambda_2)} \left(S^0 - \lambda_2 - \frac{y_c}{1 - k} \right). \quad (2.7)$$

Cet équilibre existe si et seulement si $\lambda_2(D) < S^0$ and $\lambda_1(D) < \lambda_2(D) < \hat{\lambda}(D, S^0)$.

Démonstration. Les équilibres de (2.1) sont les solutions de l'ensemble des équation (2.6).

- A l'équilibre E_0 , on a $x = 0$ et $y = 0$. De la première et quatrième équation de (2.6) il s'ensuit que $S = S^0$ et $p = 0$. Ainsi l'équilibre de lessivage $E_0 = (S^0, 0, 0, 0)$ existe toujours.
- Les composantes $S = S_1$, $x = x_1$ et $p = p_1$ de l'équilibre E_1 sont les solutions de (2.6) avec $x > 0$ et $y = 0$; soit $p_1 = 0$ et

$$(S^0 - S)D = f_1(S_1)x_1 \quad (2.8)$$

$$f_1(S_1) = D. \quad (2.9)$$

Par conséquent, d'après (2.9), nous avons $S_1 = \lambda_1$. Ensuite, en utilisant (2.8) on en déduit que $x_1 = S^0 - \lambda_1$. Cet équilibre existe si seulement si $x_1 > 0$; c'est $\lambda_1 < S^0$

- Les composantes $S = S_2$, $y = y_2$ et $p = p_2$ de l'équilibre E_2 sont les solutions de (2.6) avec $x = 0$ et $y > 0$; c'est

$$(S^0 - S_2)D = f_2(S_2)y_2 \quad (2.10)$$

$$(1 - k)f_2(S_2) = D \quad (2.11)$$

$$kf_2(S_2)y_2 = Dp_2. \quad (2.12)$$

L'équation (2.11) a une solution positive λ_2 . De (2.10), on en déduit que

$$y_2 = (S^0 - \lambda_2)(1 - k). \quad (2.13)$$

En conséquence des équation (2.11), (2.12) et (2.13), nous avons

$$p_2 = k(S^0 - \lambda_2). \quad (2.14)$$

Ainsi, on peut conclure que l'équilibre E_2 existe si seulement si $y_2 > 0$, et $p_2 > 0$; c'est $\lambda_2 < S^0$.

- Les composantes de $E_c = (S_c, x_c, y_c, p_c)$, un équilibre positive de (2.1), sont les solutions de (2.6) avec $x > 0$ et $y > 0$. Donc $(1 - k)f_2(S_c) = D$; soit $S_c = \lambda_2$ et

$$(S^0 - S_c)D = f_1(S_c)x_c + f_2(S_c)y_c \quad (2.15)$$

$$f_1(S_c) - D = \gamma p_c \quad (2.16)$$

$$k f_2(S_c)y_c = D p_c. \quad (2.17)$$

De (2.16) nous avons $p_c = \frac{1}{\gamma}(f_1(S_c) - D)$, de (2.17) nous avons $y_c = \frac{1-k}{\gamma k}(f_1(S_c) - D)$ et de (2.15) nous avons $x_c = \frac{D}{f_1(S_c)}\left(S^0 - S_c - \frac{1}{1-k}y_c\right)$. Donc p_c , y_c et x_c , sont donné par ???. par conséquence, un équilibre positif E_c du système (2.6), s'il existe, est unique.

Etudions les conditions d'existence de E_c . Notons d'abord que

$$f_1(\lambda_2)x_c + \frac{D}{1-k}y_c = D(S^0 - \lambda_2) > 0 \iff \lambda_2 < S^0. \quad (2.18)$$

De plus, on a

$$y_c > 0 \iff f_1(\lambda_2) > D \iff \lambda_2 > \lambda_1 \quad (2.19)$$

$$x_c > 0 \iff S^0 - \lambda_2 - \frac{1}{1-k}y_c > 0 \iff f_1(\lambda_2) < D + \gamma k(S^0 - \lambda_2)$$

$$\iff g(\lambda_2) < 0 \iff \lambda_2 < \hat{\lambda}. \quad (2.20)$$

A partir de [2.18](#), [2.19](#) et [2.20](#), nous concluons finalement que E_c existe si seulement si $\lambda_2(D) < S^0$ et $\lambda_1(D) < \lambda_2(D) < \hat{\lambda}(D, S^0)$.

□

2.2.2 Stabilité asymptotique locale des équilibres

La stabilité asymptotique locale des équilibres du système [\(2.1\)](#) est déterminée par le signe de la partie réelle des valeurs propres de la matrice jacobienne correspondante ou par le critère de Routh-Hurwitz (dans le cas de E_c).

Pour l'étude de la stabilité des équilibres, il convient d'utiliser le changement de variable

$$\Gamma = p - \frac{ky}{1-k}$$

dans le système [\(2.1\)](#) qui révèle la structure en cascade du système. Puisque $\Gamma' = -D\Gamma$, le système [\(2.1\)](#) peut alors être remplacé par

$$\begin{cases} \Gamma' &= -D\Gamma \\ S' &= (S^0 - S)D - f_1(S)x - f_2(S)y \\ x' &= \left[f_1(S) - D - \gamma \left(\Gamma + \frac{k}{1-k}y \right) \right] x \\ y' &= [(1-k)f_2(S) - D]y. \end{cases} \quad (2.21)$$

La matrice jacobienne de linéarisation du système [\(2.21\)](#) à l'équilibre $E^* = (0, S^*, x^*, y^*)$ prend la forme triangulaire

$$J = \begin{bmatrix} -D & 0 \\ A & M \end{bmatrix},$$

où M est la matrice carrée

$$M = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} \\ m_{21} & m_{22} & m_{23} \\ m_{31} & 0 & m_{33} \end{bmatrix}, \quad (2.22)$$

avec

$$\begin{aligned} m_{11} &= -D - x^* f_1'(S^*) - y^* f_2'(S^*), & m_{12} &= -f_1(S^*), & m_{13} &= -f_2(S^*), \\ m_{21} &= x^* f_1'(S^*), & m_{22} &= f_1(S^*) - D - \frac{k\gamma}{1-k} y^*, & m_{23} &= -\frac{k\gamma}{1-k} x^* \\ m_{31} &= (1-k)y^* f_2'(S^*), & m_{33} &= (1-k)f_2(S^*) - D. \end{aligned}$$

Par conséquent, les valeurs propres de J sont $-D$, ainsi que les valeurs propres de la matrice M . Par conséquent, le point d'équilibre E^* est LES (localement exponentiellement stable) si et seulement si les valeurs propres de M sont de parties réelles strictement négatives. La stabilité locale des équilibres du système (2.1) est donnée par le résultat suivant.

Proposition 5. *La stabilité des équilibres du système (2.1) est la suivante :*

- L'équilibre E_0 est LES si et seulement si $f_1(S^0) < D$ et $(1-k)f_2(S^0) < D$.
- L'équilibre E_1 , s'il existe, a au moins une variété stable en trois dimensions et est LES si et seulement si $(1-k)f_2(\lambda_1) < D$.
- L'équilibre E_2 , s'il existe, a au moins une variété stable en trois dimensions et est LES si et seulement si $\lambda_2(D) < \widehat{\lambda}(D, S^0)$.
- L'équilibre E_c est instable dès qu'il existe.

Démonstration. - A l'équilibre de lessivage E_0 , la matrice M définie par (2.22) est

$$M_0 = \begin{bmatrix} -D & -f_1(S^0) & -f_2(S^0) \\ 0 & f_1(S^0) - D & 0 \\ 0 & 0 & (1-k)f_2(S^0) - D \end{bmatrix},$$

Les valeurs propres de M_0 sont : $-D$, $f_1(S^0) - D$ et $(1-k)f_2(S^0) - D$. Alors, l'équilibre E_0 est LES si et seulement si $f_1(S^0) < D$ et $(1-k)f_2(S^0) < D$.

- Supposons que l'équilibre E_1 , existe; c'est-à-dire $\lambda_1 < S^0$. En E_1 , la matrice M définie par 2.22 est

$$M_1 = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda_1)f_1'(\lambda_1) & -D & -f_2(S^0) \\ (S^0 - \lambda_1)f_1'(\lambda_1) & 0 & -\frac{k\gamma}{1-k}(S^0 - \lambda_1) \\ 0 & 0 & (1-k)f_2(\lambda_1) - D \end{bmatrix},$$

Les valeurs propres de M_1 sont : $-D$, $-(S^0 - \lambda_1)f_1'(\lambda_1) < 0$ et $(1-k)f_2(\lambda_1) - D$. Puisque E_1 a trois valeurs propres négatives, il a au moins une variété stable tridimensionnelle. De plus, E_1 est LES si seulement si $(1-k)f_2(\lambda_1) < D$, ou de manière équivalente, $\lambda_1 < \lambda_2$.

- Supposons que les équilibres E_2 existe; soit $\lambda_2 < S^0$. En E_2 la matrice M définie par 2.22 est

$$M_2 = \begin{bmatrix} -D - y_2f_2'(\lambda_2) & -f_1(\lambda_2) & -D \\ 0 & f(\lambda_2) - D - \frac{k\gamma}{1-k}y_2 & 0 \\ (1-k)y_2f_2'(\lambda_2) & 0 & 0 \end{bmatrix},$$

Alors, $f_1(\lambda_2) - D - \frac{k\gamma}{1-k}y_2$ est valeur propre de M_2 . Les deux autres valeurs propres de M_2 sont les valeurs propres de matrice

$$A = \begin{bmatrix} -D - y_2f_2'(\lambda_2) & -D \\ (1-k)y_2f_2'(\lambda_2) & 0 \end{bmatrix}.$$

On a $\det(A) > 0$ et $\text{tr}(A) < 0$ puisque $f_2'(\lambda_2) > 0$. Ainsi, les deux valeurs propres de A ont des parties réelles négatives. Par conséquent, E_2 est LES si seulement si $f_1(\lambda_2) < D + \gamma k(S^0 - \lambda_2)$, ou de manière équivalente, $\lambda_2 < \hat{\lambda}$.

- En E_c , la matrice M définie par 2.22 prend la forme

$$M_c = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} \\ m_{21} & 0 & m_{23} \\ m_{31} & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (2.23)$$

où

$$m_{11} = -D - x_c f_1'(\lambda_2) - y_c f_2'(\lambda_2), \quad m_{12} = -f_1(\lambda_2), \quad m_{13} = -\frac{D}{1-k},$$

$$m_{21} = x_c f_1'(\lambda_2), \quad m_{23} = -\frac{k\gamma}{1-k} x_c, \quad m_{31} = (1-k)y_c f_2'(\lambda_2).$$

On a $\det(M_c) = m_{12}m_{23}m_{31} > 0$ car $f_2'(\lambda_2) > 0$. Ainsi, E_c est instable. puisque $\text{tr}(M_c) = m_{11} < 0$, E_c est instable avec une variété stable bidimensionnelle.

□

Nous résumons les résultats sur l'existence et la stabilité locale des équilibres du système (2.1), donnés par les propositions 4 et 5, dans le tableau 2.1

Équilibre	Existence	Stabilité locale
E_0	Toujours	$f_1(S^0) < D$ & $(1-k)f_2(S^0) < D$
E_1	$\lambda_1 < S^0$	$(1-k)f_2(\lambda_1) < D$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$f_1(\lambda_2) < D + \gamma k(S^0 - \lambda_2)$
E_c	$\lambda_2 < S^0$ & $D < f_1(\lambda_2) < D + \gamma k(S^0 - \lambda_2)$	Instable dès qu'il existe

TABLE 2.1 – Existence et stabilité des équilibres du système (2.1).

Supposons que $\lambda_1 < S^0$ et $\lambda_2 < S^0$ pour rendre le problème intéressant. Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres de (2.1) données par les propositions 4 et 5 dépendent des positions relatives des nombres réels $\lambda_1, \lambda_2, \hat{\lambda}$. On peut distinguer trois cas, selon les positions relatives de ces nombres. Ces cas sont résumés dans le tableau 2.2.

2.2.3 Construction du diagramme opératoire

L'effet des conditions opératoires sur le comportement asymptotique du système peut être résumé à l'aide du diagramme opératoire. Le diagramme opératoire comporte les paramètres opératoires D et S^0 comme ses coordonnées et les différentes régions qui y sont définies correspondent à des dynamiques qualitativement différentes. Nous allons déterminer les régions

Condition	Equilibres et nature		
	E_1	E_2	E_c
$\lambda_1 < \widehat{\lambda} < \lambda_2$	S	U	
$\lambda_1 < \lambda_2 < \widehat{\lambda}$	S	S	U
$\lambda_2 < \lambda_1 < \widehat{\lambda}$	U	S	

TABLE 2.2 – Existence et stabilité des équilibres du système (2.1) lorsque $\lambda_1 < S^0$ et $\lambda_2 < S^0$. La lettre S (resp. U) signifie stable (resp. instable) et aucune lettre signifie que l'équilibre n'existe pas.

D'existence et de stabilité dans le plan opératoire (D, S^0) , voir fig. 2.2. Les délimitations des régions dans le diagramme opératoire sont les endroits où se produisent des bifurcations. Pour construire le diagramme opératoire du système, il faut calculer ces limites. Ces frontières sont définies par les formules (2.24), (2.25), (2.26) et (2.27) ci-dessous.

Soit Γ_1 la courbe de l'équation $D = f_1(S^0)$:

$$\Gamma_1 := \{(D, S^0) : D = f_1(S^0)\}. \quad (2.24)$$

D'après le tableau 2.1, la courbe Γ_1 est la frontière pour laquelle E_1 existe (la courbe en rouge sur la figure 2.2).

Soit Γ_2 la courbe de l'équation $D = (1 - k)f_2(S^0)$:

$$\Gamma_2 := \{(D, S^0) : D = (1 - k)f_2(S^0)\}. \quad (2.25)$$

D'après le Tableau 2.1, la courbe Γ_2 est la frontière pour laquelle E_2 existe (la courbe en bleu sur la Figure 2.2).

La ligne horizontale Γ_3 définie par

$$\Gamma_3 := \{(D, S^0) : D = (1 - k)f_2(\lambda_1(D)), D < f_1(S^0)\} \quad (2.26)$$

est la frontière à laquelle E_1 est stable. La courbe

$$\Gamma_4 := \{(D, S^0) : f_1(\lambda_2) = D + \gamma k(S^0 - \lambda_2), D < f_2(S^0)\} \quad (2.27)$$

est la frontière à laquelle E_2 est stable. Les courbes Γ_3 et Γ_4 sont les frontières pour lesquelles E_1 et E_2 sont instables et en même temps E_c existe (les courbes en noir et en magenta sur la figure [2.2](#)). Les courbes Γ_i , $i = 1, 2, 3, 4$, se coupent au point (D_*, S_*^0) avec $\lambda_1(D_*) = \lambda_2(D_*)$ et $S_*^0 = \lambda_2(D_*)$, voir fig. [2.2](#).

Par conséquent, les courbes $\Gamma_1, \Gamma_2, \Gamma_3$ et Γ_4 séparent le plan opératoire (D, S^0) au plus en six régions distinctes, comme illustré sur la fig. [2.2](#) ci-dessous, étiquetées $\mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3, \mathcal{J}_4, \mathcal{J}_5$ et \mathcal{J}_6 .

Notons que pour tracer les diagrammes opératoires, on doit choisir les fonctions f_i , $i = 1, 2$, et fixer les valeurs des paramètres biologiques. Nous illustrons cela dans la section suivante pour divers exemples.

2.3 Exemples

Dans cette section, nous considérons le modèle général [\(2.1\)](#) avec des fonctions de croissance f_i , $i = 1, 2$, de Monod

$$f_i(S) = \frac{m_i S}{(a_i + S)}, \quad i = 1, 2. \quad (2.28)$$

Nous allons montrer l'utilité de nos résultats sur la construction du diagramme opératoire correspondant à un ensemble de paramètres biologiques qui ne sont pas tirés de la littérature existante, et qui sont choisis en raison de leurs propriétés intéressantes. Nous limitons notre attention à [\(2.1\)](#) où f_i , $i = 1, 2$ sont donnés par [\(2.28\)](#). Dans ce cas, les seuils de croissance $\lambda_1(D)$ et $\lambda_2(D)$ définis par [\(2.29\)](#) sont donnés explicitement par :

$$\lambda_1(D) = \frac{a_1 D}{m_1 - D} \quad \text{et} \quad \lambda_2(D) = \frac{a_2 D}{m_2(1 - k) - D}. \quad (2.29)$$

D'autre part, la solution D_* de l'équation $\lambda_1(D) = \lambda_2(D)$ qui est utilisée dans E_c est simplement :

$$D_* = \frac{a_1 m_2 - a_1 m_2 k - a_2 m_1}{a_1 - a_2} \quad (2.30)$$

Si nous voulons tracer le diagramme opératoire, nous devons fixer les valeurs des paramètres biologiques. Pour les simulations numériques, nous allons utiliser les valeurs nominales du tableau 2.3.

Paramètres Unités	m_1 h^{-1}	m_2 h^{-1}	a_1 gl^{-1}	a_2 gl^{-1}	k	γ_1
Cas (a)	1.5	2.5	1.2	4	0.2	0.3
Cas (b)	2.5	1.5	4	1.2	0.2	0.3

TABLE 2.3 – Les valeurs des paramètres pour les cas (a), (b) de la fig. 2.2.

2.3.1 Diagramme opératoire : Les courbe Γ_1 et Γ_2 se coupent

Ce cas correspond aux valeurs des paramètres données dans le tableau 2.3, Cas (a) et (b). Nous voyons dans le tableau 2.1 que les courbes Γ_1 et Γ_2 du diagramme opératoire, données par (2.24) et (2.25), sont les frontières pour lesquelles E_1 et E_2 existent, respectivement. En plus de ces courbes, nous traçons aussi sur le diagramme opératoire de la Fig. 2.2, les courbes Γ_3 et Γ_4 . D'après le Tableau 2.1, la région d'existence de E_c existe entre ces deux courbes, c'est à dire la régions \mathcal{J}_2 , de sorte que E_c est instable dans cette région (voir Fig. 2.2). Dans la région \mathcal{J}_2 , le système présente une bi-stabilité de E_1 et E_2 . Par conséquent, les courbes Γ_1 , Γ_2 , Γ_3 et Γ_4 séparent le plan opératoire (D, S^0) au plus en six régions distinctes, comme illustré sur la fig. 2.2, étiquetées \mathcal{J}_1 , \mathcal{J}_2 , \mathcal{J}_3 , \mathcal{J}_4 , \mathcal{J}_5 et \mathcal{J}_6 . Le diagramme opératoire est illustré dans la fig. 2.2. D'après le tableau 2.1, on déduit le résultat suivant :

Proposition 6. *Le Tableau 2.4 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_1 , E_2 et E_c dans les régions du diagramme opératoire de la fig. 2.2.*

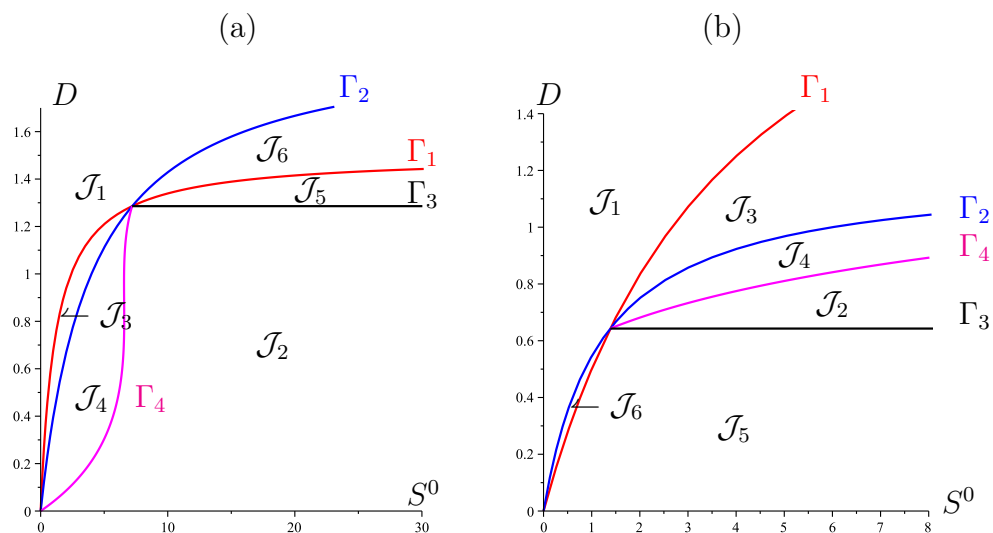


FIGURE 2.2 – Diagramme opératoire du système (2.1) où f_i sont donnés par (2.28). L'apparition de la région de bistabilité \mathcal{J}_4 . Les paramètres biologiques utilisés pour construire les Figs. 2.1(a,b) sont les mêmes, sauf que les valeurs de m_i et a_i ont été inversées.

Regions	E_0	E_1	E_2	E_c
\mathcal{J}_1	S			
\mathcal{J}_2	I	S	S	I
\mathcal{J}_3	I	S		
\mathcal{J}_4	I	S	I	
\mathcal{J}_5	I		S	I
\mathcal{J}_6	I		S	

TABLE 2.4 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. 2.2.

Chapitre 3

La compétition dans le chémostat avec allélopathie et l'inhibition par le substrat

3.1 Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à l'analyse d'un modèle mathématique pour la compétition, dans un chémostat, entre deux espèces microbiennes pour une seule substrat en présence d'un inhibiteur interne. Où l'un des concurrents produit une toxine (agent allélopathique) contre l'autre concurrent, et est lui-même inhibé par le substrat. Ce modèle proposé à l'origine dans [18] s'écrit

$$\begin{cases} S' &= (S^0 - S)D - f(p)f_1(S)\frac{x}{\gamma_1} - f_2(S)\frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= [f(p)f_1(S) - D]x \\ y' &= [(1 - k)f_2(S) - D]y \\ p' &= kf_2(S)y - Dp. \end{cases} \quad (3.1)$$

Avec $S(0) \geq 0$, $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ et $p(0) \geq 0$. Ici $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t (nutriment), $x(t)$ et $y(t)$ sont les concentrations des compétiteurs et $p(t)$ est la concentration de l'inhibiteur. S^0 est la concentration du substrat à l'entrée du chémostat, D est le taux de dilution dans le

chémostat. Les constantes γ_i , $i = 1, 2$ sont les coefficients de rendement. k est la proportion de la croissance allouée à la production de toxine. La quantité $f(p)$ représente le degré d'inhibition de p sur le taux de croissance de x . Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, représentent les taux de croissance des compétiteurs.

Ce modèle a été étudié par Hsu et Waltman [18] dans le cas où $f(p) = e^{-\mu p}$, $p \geq 0$, et les fonctions f_1 et f_2 sont tous les deux de type Monod, C'est-à-dire pour $S \geq 0$,

$$f_1(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S} \quad \text{et} \quad f_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S}, \quad (3.2)$$

où μ , m_i , a_i , $i = 1, 2$ sont des paramètres constants positifs.

Ici, à l'exception des deux paramètres opératoires (ou de contrôle), qui sont le taux de dilution D et le substrat entrant S^0 , tous les autres paramètres sont des paramètres biologiques qui dépendent des organismes, des substrats considéré.

3.2 Hypothèses sur le modèle

Dans ce travail, nous considérons le modèle général (3.1) sans restreindre au cas particulier de la fonction f , les fonctions de croissance f_i de type de monod (3.2). Nous considérons des fonctions plus générales. Nous supposons seulement que les fonctions f , f_i , $i = 1, 2$ dans le système (3.1) sont de classe \mathcal{C}^1 satisfont les conditions suivantes :

(H1) : $f_1(0) = 0$, $f_1(+\infty) = m_1$ et $f_1'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

(H2) : $f_2(0) = 0$, $f_2(+\infty) = 0$ et il existe $S^m > 0$ tel que $f_2'(S) > 0$ pour $0 \leq S < S^m$ et $f_2'(S) < 0$ pour $S > S^m$.

(H3) : $f(0) = 1$, $f(p) \geq 0$ et $f'(p) < 0$.

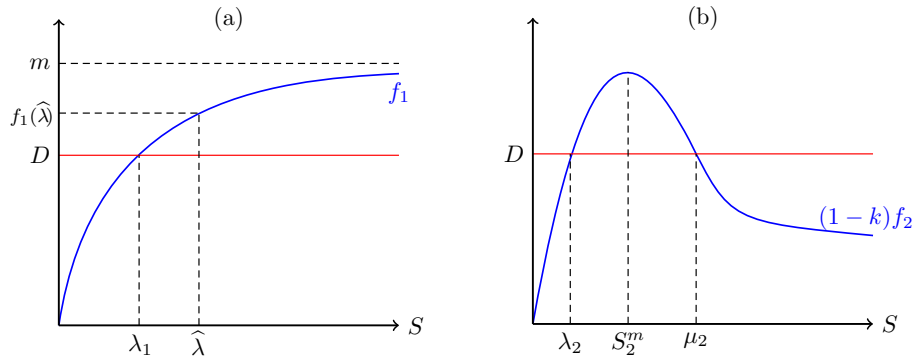


FIGURE 3.1 – Fonction de croissance et définitions des seuils de rentabilité (a) : f_1 de type Monod; (b) : f_2 de type Haldane.

Ces hypothèses sont satisfaites notamment par les fonctions de croissance suivantes :

$$f(p) = e^{-\mu p}, \quad f_1(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S} \quad \text{et} \quad f_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S + \frac{S^2}{K}}, \quad (3.3)$$

où m_1, m_2 désignent les taux de croissance maximaux des concurrents ; a_1, a_2 désignent les constantes de Michaelis-Menten (ou demi-saturation) ; le paramètre K mesure l'effet d'inhibition, et μ représente le degré de sensibilité de p sur x .

Lorsque l'équation $f_1(S) = D$ a une solution, elle est unique et nous définissons alors le seuil de rentabilité comme :

$$\lambda_1(D) = f_1^{-1}(D). \quad (3.4)$$

Sinon, on met $\lambda_1 = +\infty$.

Si $D < (1 - k)f_2(S^m)$, on note $\lambda_2(D) < \mu_2(D)$ les racines de l'équation $(1 - k)f_2(S) = D$. Si $D = (1 - k)f_2(S^m)$, cette équation n'a qu'une seule solution et on pose $\lambda_2(D) = \mu_2(D)$. Si $D > (1 - k)f_2(S^m)$, cette équation n'a pas de solution et on pose $\lambda_2(D) = +\infty$. Nos résultats pourront alors être appliqués pour n'importe quel taux de croissance monotone.

Pour étudier le comportement asymptotique local du système (3.1), il est pratique d'utiliser les changements de variable $\Sigma = S + x + y + p$ et $\Gamma = p - cy$ qui révèlent la structure en cascade. Écrit dans les variables (Σ, Γ, x, y) , system (3.1) devient

$$\begin{cases} \Sigma' &= -D(\Sigma - S^0) \\ \Gamma' &= -D\Gamma \\ x' &= [f(\Gamma + cy)f_1(\Sigma - \Gamma - x - (1+c)y) - D]x \\ y' &= [(1-k)f_2(\Sigma - \Gamma - x - (1+c)y) - D]y. \end{cases} \quad (3.5)$$

Ainsi, le système du quatrième ordre (3.5) peut être réduit (pour la stabilité locale) au système bidimensionnel qui est simplement la projection sur le plan (x, y) ,

$$\begin{cases} x' &= [f(cy)f_1(S^0 - x - (1+c)y) - D]x \\ y' &= [(1-k)f_2(S^0 - x - (1+c)y) - D]y, \end{cases} \quad (3.6)$$

avec $\Sigma = S^0$ et $\Gamma = 0$.

3.3 Existence et stabilité des équilibres

3.3.1 Existence des points d'équilibre

Les équilibres du système (3.6) sont donnés par les solutions du système suivant :

$$\begin{cases} 0 &= [f(cy)f_1(S^0 - x - (1+c)y) - D]x \\ 0 &= [(1-k)f_2(S^0 - x - (1+c)y) - D]y. \end{cases} \quad (3.7)$$

Un équilibre existe si et seulement si toutes ses composantes sont positives. Cela prédit quatre équilibres possibles, étiquetés ci-dessous :

- $E_0(x = 0, y = 0)$: le lessivage de deux espèces qui existe toujours.
- $E_1(x > 0, y = 0)$: où l'espèce y est disparue tandis que l'espèce x survit.
- $E_2(x = 0, y > 0)$: où l'espèce x est disparue tandis que l'espèce y survit.
- $E_c(x > 0, y > 0)$: où les deux espèces sont maintenues.

L'existence des équilibres du système (3.6) est énoncée par le résultat suivant :

Proposition 7. *Supposons que (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Le système (3.6) admet les points d'équilibre suivants :*

- L'équilibre de lessivage $E_0 = (0, 0)$ d'extinction des deux organismes, qui existe toujours.
- L'équilibre $E_1 = (S^0 - \lambda_1, 0)$ d'extinction de l'espèce y . E_1 existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$.
- L'équilibre $E_2^1 = (0, (S^0 - \lambda_2)(1 - k))$ d'extinction de l'espèce x . E_2^1 existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$.
- L'équilibre $E_2^2 = (0, (S^0 - \mu_2)(1 - k))$ d'extinction de l'espèce x . E_2^2 existe si et seulement si $\mu_2 < S^0$.
- L'équilibre positif $E_c^1 = (x_{c_1}, y_{c_1})$, où y_{c_1} et x_{c_1} sont donnés par

$$y_{c_1} = \frac{1 - k}{k} f^{-1} \left(\frac{D}{f_1(\lambda_2)} \right) \quad \text{et} \quad x_{c_1} = S^0 - \lambda_2 - (1 + c)y_{c_1}. \quad (3.8)$$

E_c^1 existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$ et $S^0 > F_1(D)$, avec

$$F_1(D) = \lambda_2(D) + \frac{1}{k} f^{-1} \left(\frac{D}{f_1(\lambda_2)} \right).$$

- L'équilibre positif $E_c^2 = (x_{c_2}, y_{c_2})$, où y_{c_2} et x_{c_2} sont donnés par

$$y_{c_2} = \frac{1 - k}{k} f^{-1} \left(\frac{D}{f_1(\mu_2)} \right) \quad \text{and} \quad x_{c_2} = S^0 - \mu_2 - (1 + c)y_{c_2}. \quad (3.9)$$

E_c^2 existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$ et $S^0 > F_2(D)$, avec

$$F_2(D) = \mu_2(D) + \frac{1}{k} f^{-1} \left(\frac{D}{f_1(\mu_2)} \right).$$

Démonstration. Les équilibres de (3.6) sont les solutions de l'ensemble de l'équation (3.7).

- Notons d'abord que si $x = 0$ et $y = 0$ on obtient l'équilibre de lessivage $E = (0, 0)$ qui existe toujours.
- Si $y = 0$ et $x > 0$ alors à partir de la première équation de (3.7), nous avons $f_1(S^0 - x) = D$, ou de manière équivalente $S^0 - x = \lambda_1$ où λ_1 est donné par (3.4). Ainsi, $x = S^0 - \lambda_1$. Cet équilibre existe si et seulement si $x_1 > 0$; c'est-à-dire; $\lambda_1 < S^0$.

- Si $y > 0$ et $x = 0$ alors à partir de la deuxième équation de (3.7), nous avons

$$(1 - k)f_2(S^0 - (1 + c)y_2) = D$$

où $c = \frac{k}{1 - k}$. D'après l'hypothèse (H2) l'équation $(1 - k)f_2(S) = D$ a deux solutions positives $S^1 = \lambda_2$ et $S^2 = \mu_2$ (avec $\lambda_2 \leq \mu_2$) ou pas de solution et on met alors $\lambda_2 = +\infty$ et $\mu_2 = +\infty$. Il s'ensuit que

$$y_2^1 = (S^0 - \lambda_2)(1 - k) \quad \text{et} \quad y_2^2 = (S^0 - \mu_2)(1 - k)$$

Ainsi, on peut conclure que l'équilibre E_2^1 existe si et seulement si $y_2^1 > 0$; c'est-à-dire si $\lambda_2 < S^0$ et E_2^2 existe si et seulement si $y_2^2 > 0$; c'est-à-dire $\mu_2 < S^0$

- Si $y > 0$ et $x > 0$ alors à partir de la deuxième équation de (3.7), nous avons

$$S^0 - x_{c_1} - (1 + c)y_{c_1} = \lambda_2 \quad \text{ou} \quad S^0 - x_{c_2} - (1 + c)y_{c_2} = \mu_2$$

et de la première équation, on obtient

$$y_{c_1} = \frac{1 - k}{k} f^{-1}\left(\frac{D}{f_1(\lambda_2)}\right) \quad \text{ou} \quad y_{c_2} = \frac{1 - k}{k} f^{-1}\left(\frac{D}{f_1(\mu_2)}\right)$$

Donc y_{c_j} et x_{c_j} sont donnés par (3.8) et (3.9). Ainsi, un équilibre strictement positif $E_c^j, j = 1, 2$ du système (3.6), s'il existe, est unique. Étudions les conditions d'existence de l'équilibre strictement positif E_c^j . En utilisant le fait que f est décroissante et $f(0) = 1$ (hypothèse (H3)) on a

$$y_{c_j} > 0 \iff D < f_1(S^j) \iff \lambda_1 < S^j \quad (3.10)$$

et

$$\begin{aligned} x_{c_j} > 0 &\iff S^0 - S^j - (1 + c)y_{c_j} > 0 \\ &\iff S^0 > S^j + \frac{1}{k} f^{-1}\left(\frac{D}{f_1(S^j)}\right) \\ &\iff S^0 > F_j(D). \end{aligned} \quad (3.11)$$

À partir de (3.11) et (3.10) nous concluons finalement que E_c^j existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$ et $S^0 > F_j(D)$.

□

3.4 Stabilité asymptotique locale des équilibres

Dans la suite, on se propose d'étudier la stabilité asymptotique locale des points d'équilibre du système (3.6). Nous supposons alors que tous les points d'équilibre sont hyperboliques, c'est-à-dire, que leur stabilité est déterminée par linéarisation en trouvant les valeurs propres des matrices jacobienues associées.

Soit M la matrice jacobienne de (3.6) à $E^* = (x^*, y^*)$, qui est donnée par

$$M = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix}, \quad (3.12)$$

avec

$$m_{11} = -f(cy^*)f_1'(S^0 - x^* - (1+c)y^*)x^* + f(cy^*)f_1(S^0 - x^* - (1+c)y^*) - D,$$

$$m_{12} = cf'(cy^*)f_1(S^0 - x^* - (1+c)y^*)x^* - (1+c)f(cy^*)f_1'(S^0 - x^* - (1+c)y^*)x^*,$$

$$m_{21} = -(1-k)f_2'(S^0 - x^* - (1+c)y^*)y^*,$$

$$m_{22} = -f_2'(S^0 - x^* - (1+c)y^*)y^* + (1-k)f_2(S^0 - x^* - (1+c)y^*) - D,$$

Par conséquent, le point d'équilibre E^* est LES (localement exponentiellement stable) si et seulement si les valeurs propres de M sont de parties réelles négatives. La stabilité locale des équilibres du système (3.6) est donnée par le résultat suivant.

Proposition 8. *Supposons que les hypothèses (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Alors, la stabilité locale des équilibres de (3.6) est donnée par*

- E_0 est LES si et seulement si $f_1(S^0) < D$ et $(1-k)f_2(S^0) < D$.
- E_1 est LES si et seulement si $(1-k)f_2(\lambda_1) < D$.
- E_2^1 est LES si et seulement si $f(k(S^0 - \lambda_2))f_1(\lambda_2) < D$, i.e. $S^0 > F_1(D)$.
- E_2^2 est instable dès qu'il existe.
- E_c^1 est instable dès qu'il existe.

- E_c^2 est LES si et seulement si $F_3(D, S^0) = Df_1'(\mu_2)x_{c_2} + f_1(\mu_2)f_2'(\mu_2)y_{c_2} > 0$.

Démonstration. – À l'équilibre de lavage E_0 , la matrice M définie par (3.12) est

$$M_0 = \begin{bmatrix} f_1(S^0) - D & 0 \\ 0 & (1-k)f_2(S^0) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de M_0 sont : $f_1(S^0) - D$ et $(1-k)f_2(S) - D$. Alors, l'équilibre E_0 est LES si et seulement si $f_1(S^0) < D$ et $(1-k)f_2(S) < D$.

- Supposons que l'équilibre E_1 , existe ; c'est-à-dire $\lambda_1 < S_0$. En E_1 , la matrice M définie par (3.12) est

$$M_1 = \begin{bmatrix} -(S^0 - \lambda_1)f_1'(\lambda_1) & (cf'(0)f_1(\lambda_1) - (1+c)f_1'(\lambda_1))(S^0 - \lambda_1) \\ 0 & (1-k)f_2(\lambda_1) - D. \end{bmatrix}$$

Les valeurs propres de M_1 sont : $-(S^0 - \lambda_1)f_1' < 0$ et $(1-k)f_2(\lambda_1) - D$. Par conséquent, E_1 , est LES si et seulement si $(1-k)f_2(\lambda_1) < D$, ou de manière équivalente, $\lambda_1 < \lambda_2$ ou $\lambda_1 > \mu_2$.

- Supposons que les équilibres $E_2^j, j = 1, 2$ existent ; c'est-à-dire $\lambda_2 < S^0$ et $\mu_2 < S^0$. En E_2^j le la matrice M définie par (3.12) est

$$M_2 = \begin{bmatrix} f(k(S^0 - S^j))f_1(S^j) - D & 0 \\ -(1-k)y_2^j f_2'(S^j) & -y_2^j f_2'(S^j) \end{bmatrix},$$

les valeurs propres de M_2 sont : $-y_2^j f_2'(S^j)$ et $f(k(S^0 - S^j))f_1(S^j) - D$. En E_2^1 , on a $-y_2^j f_2'(S^j) < 0$ car $f_2'(S^1) = f_2'(\lambda_2) > 0$. Par conséquent, E_2^1 est LES si et seulement si $f(k(S^0 - \lambda_2))f_1(\lambda_2) < D$. À E_2^2 , nous avons $-y_2^j f_2'(S^j) > 0$ car $f_2'(S^2) = f_2'(\mu_2) < 0$. Ainsi, E_2^2 est instable.

En E_c^j , la matrice M définie par (3.12) prend la forme

$$M = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix}, \quad (3.13)$$

où

$$\begin{aligned}
 m_{11} &= -f(cy_{c_j})f_1'(S^j)x_{c_j}, \\
 m_{12} &= cf'(cy_{c_j})f_1(S^j)x_{c_j} - (1+c)f(cy_{c_j})f_1'(S^j)x_{c_j}, \\
 m_{21} &= -(1-k)f_2'(S^j)y_{c_j} \quad \text{et} \quad m_{22} = -f_2'(S^j)y_{c_j}.
 \end{aligned}$$

À E_c^1 , nous avons

$$\det(M_c) = kf_2'(S^1)f_2'(cy_{c_1})f_1(S^1)x_{c_1}y_{c_1} < 0$$

car $f_2'(S^1) = f_2'(\lambda_2) > 0$. Ainsi, E_c^1 est instable.

À E_c^2 , nous avons

$$\det(M_c) = kf_2'(S^2)f_2'(cy_{c_2})f_1(S^2)x_{c_2}y_{c_2} > 0$$

car $f_2'(S^2) = f_2'(\mu_2) < 0$. Donc E_c^2 est LES si et seulement si

$$\text{tr}(M_c) = -f(cy_{c_2})f_1'(\mu_2)x_{c_2} - f_2'(\mu_2)y_{c_2} < 0$$

ou de manière équivalente,

$$Df_1'(\mu_2)x_{c_2} + f_1(\mu_2)f_2'(\mu_2)y_{c_2} > 0.$$

□

Les résultats des propositions [7](#) et [8](#) sont résumés dans le tableau [3.1](#).

TABLE 3.1 – Existence et stabilité des équilibres du système [\(3.6\)](#).

Équilibres	Condition d'existence	Condition de stabilité
E_0	Toujours	$f_1(S^0) < D$ & $(1-k)f_2(S^0) < D$
E_1	$S^0 > \lambda_1(D)$	$(1-k)f_2(\lambda_1) < D$
E_2^1	$S^0 > \lambda_2(D)$	$S^0 > F_1(D)$
E_2^2	$S^0 > \mu_2(D)$	Instable dès qu'il existe.
E_c^1	$\lambda_1 < S^0$ & $S^0 > F_1(D)$	Instable dès qu'il existe.
E_c^2	$\mu_2 < S^0$ & $S^0 > F_2(D)$	$F_3(D, S^0) > 0$

Si nous supposons que l'équation $f_1(S) = (1-k)f_2(S)$ admet au plus une solution positive $S = \bar{S} > 0$, alors les fonctions F_1 , F_2 et F_3 sont définies sur I_{c_1} , I_{c_2} et J_c , respectivement, où

$$I_{c_1} = \{D : \lambda_1(D) \leq \lambda_2(D)\} \quad I_{c_2} = \{D : \lambda_1(D) \leq \mu_2(D)\}. \quad (3.14)$$

$$J_c = \{(D, S^0) : D \in I_{c_2}, S^0 > F_2(D)\}. \quad (3.15)$$

Pour simplifier, nous supposons qu'il n'existe qu'un seul point d'intersection. Le cas de plusieurs intersections peut être traité de la même manière.

On définit la fonction F_5 par

$$F_5(D) = \mu_2(D) + \frac{1}{k} f^{-1} \left(\frac{D}{f_1(\mu_2)} \right) \left[1 - \frac{(1-k)f_1(\mu_2)f_2'(\mu_2)}{Df_1'(\mu_2)} \right]. \quad (3.16)$$

Lorsque $\bar{S} < S^m$, nous avons $F_2(D) < F_5(D)$ pour $0 < D < f_2(S^m)$ et l'égalité est valable pour $D = f_2(S^m)$. Lorsque $\bar{S} > S^m$, nous avons $F_2(D) < F_5(D)$ pour $0 < D < \bar{D}$ et de l'hypothèse (H3), il s'ensuit que $F_2(\bar{D}) = F_5(\bar{D}) = \mu_2(\bar{D})$. Nous avons les résultats suivants.

Lemma 1. *L'équivalence suivante est vérifiée :*

$$F_3(D, S^0) > 0 \iff S^0 > F_5(D).$$

Démonstration. □

3.5 Construction du diagramme opératoire

L'effet des conditions opératoires sur le comportement asymptotique du système peut être résumé à l'aide du diagramme opératoire. Le diagramme opératoire comporte les paramètres opératoires D et S^0 comme ses coordonnées et les différentes régions qui y sont définies correspondent à des dynamiques qualitativement différentes. Nous allons déterminer les régions

d'existence et de stabilité dans le plan opératoire (D, S^0) , voir Fig. 3.2. Les délimitations des régions dans le diagramme opératoire sont les endroits où se produisent des bifurcations. Pour construire le diagramme opératoire du système, il faut calculer ces limites.

Tout d'abord, à partir du tableau 3.1 et du Lemme 1, on définit dans le tableau 3.2 les courbes Γ_i , $i = 1 \dots 9$ qui délimitent les différentes régions du plan (D, S^0) .

TABLE 3.2 – Définitions des courbes Γ_i , $i = 1 \dots 9$, Dans le Diagramme opératoire.

$\Gamma_1 = \{(D, S^0) : S^0 = \lambda_1(D)\}$	E_1 existe
$\Gamma_2 = \{(D, S^0) : S^0 = \lambda_2(D)\}$	E_2^1 existe
$\Gamma_3 = \{(D, S^0) : S^0 = \mu_2(D)\}$	E_2^2 existe
$\Gamma_4 = \{(D, S^0) : \lambda_1(D) = \lambda_2(D), S^0 > \lambda_1(D)\}$	E_1 stable E_c^1 existe
$\Gamma_5 = \{(D, S^0) : \lambda_1(D) = \mu_2(D), S^0 > \lambda_1(D)\}$	E_1 est instable E_c^2 existe
$\Gamma_6 = \{(D, S^0) : S^0 = F_1(D), S^0 > \lambda_2(D)\}$	E_2^1 est stable E_c^1 existe
$\Gamma_7 = \{(D, S^0) : S^0 = F_2(D), S^0 > \mu_2(D)\}$	E_c^2 existe
$\Gamma_8 = \{(D, S^0) : S^0 = F_5(D)\}$	est E_c^2 est stable
$\Gamma_9 = \{(D, S^0) : \lambda_2(D) = \mu_2(D), S^0 > \lambda_2(D)\}$	Ligne $D = f_2(S^m)$

Notons que la courbe de la fonction $D = (1 - k)f_2(S^0)$ est simplement l'union des graphiques des fonctions $S^0 = \lambda_2(D)$ et $S^0 = \mu_2(D)$, donc

$$\Gamma_2 \cup \Gamma_3 = \{(D, S^0) : D = (1 - k)f_2(S^0)\}.$$

On note également que $\lambda_2(D) < \mu_2(D)$ pour $0 < D < f_2(S^m)$ et l'égalité est valable pour $D = f_2(S^m)$. De même, nous avons $F_1(D) < F_2(D)$ pour $0 < D < f_2(S^m)$ et l'égalité est valable pour $D = f_2(S^m)$.

Par conséquent, les courbes Γ_i , $i = 1 \dots 9$, séparent le plan opératoire (D, S^0) en au plus quinze régions, comme l'illustre la figure 3.2, étiquetée \mathcal{J}_k ,

$k = 0 \dots 14$, et défini dans le tableau 3.3. Ces régions du plan des paramètres opératoires (D, S^0) correspondent à différents comportements du système (3.6).

Le tableau 3.4 montre l'existence et la stabilité des équilibres $E_0, E_1, E_2^1, E_2^2, E_c^1$ et E_c^2 dans les régions $\mathcal{J}_k, k = 0 \dots 14$, du diagramme opératoire de la figure 3.2.

TABLE 3.3 – Définitions des régions $\mathcal{J}_k, k = 0 \dots 14$, dans les diagrammes opératoires des figures 3.2 et 3.3.

Région	Définition
\mathcal{J}_0	$S^0 < \lambda_1(D)$ et $S^0 < \lambda_2(D)$
\mathcal{J}_1	$S^0 < \lambda_1(D)$ et $\lambda_2(D) < S^0 < \mu_2(D)$
\mathcal{J}_2	$S^0 < \lambda_1(D)$ et $S^0 > \mu_2(D)$
\mathcal{J}_3	$S^0 > \lambda_1(D)$ et $S^0 < \lambda_2(D)$
\mathcal{J}_4	$S^0 > \lambda_1(D), \lambda_2(D) < S^0 < \mu_2(D)$ et $S^0 < F_1(D)$
\mathcal{J}_5	$S^0 > \lambda_1(D), \lambda_2(D) < S^0 < \mu_2(D), S^0 > F_1(D)$ et $\lambda_1 < \lambda_2$
\mathcal{J}_6	$S^0 > \lambda_1(D), \lambda_2(D) < S^0 < \mu_2(D), S^0 > F_1(D)$ et $\lambda_2 < \lambda_1$
\mathcal{J}_7	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D)$ et $S^0 < F_1(D)$
\mathcal{J}_8	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D), F_1(D) < S^0 < F_2(D)$ et $\lambda_1 < \lambda_2$
\mathcal{J}_9	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D), F_1(D) < S^0 < F_2(D)$ et $\lambda_2 < \lambda_1$
\mathcal{J}_{10}	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D)$ et $\lambda_1 > \mu_2$
\mathcal{J}_{11}	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D), S^0 > F_2(D), S^0 < F_5(D)$ et $\lambda_2 < \lambda_1$
\mathcal{J}_{12}	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D), S^0 > F_2(D), S^0 > F_5(D)$ et $\lambda_2 < \lambda_1$
\mathcal{J}_{13}	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D), S^0 > F_2(D), S^0 < F_5(D)$ et $\lambda_1 < \lambda_2$
\mathcal{J}_{14}	$S^0 > \lambda_1(D), S^0 > \mu_2(D), S^0 > F_2(D), S^0 > F_5(D)$ et $\lambda_1 < \lambda_2$

3.6 Simulations numériques.

Dans cette section, nous considérons le modèle (3.6) avec f, f_1 et f_2 donnés par (3.3) et les valeurs des paramètres biologiques fournies dans le tableau 3.5 qui ont été utilisés pour tracer le diagramme opératoire de la figure 3.3.

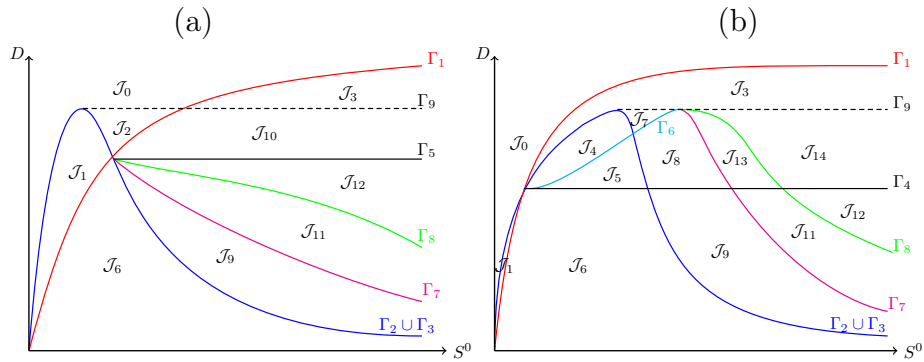


FIGURE 3.2 – Diagrammes opératoires illustratifs dans le plan (S^0, D) : (a) cas $\bar{S} > S^m$, (b) cas $\bar{S} < S^m$. Les courbes Γ_i , $i = 0 \dots 9$, définies dans Table 3.2, séparent le plan opératoire (D, S^0) en quinze régions étiquetées \mathcal{J}_k , $k = 0 \dots 14$. L'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_1 , E_2^j et E_c^j dans les régions $\mathcal{J}_0, \mathcal{J}_1, \dots, \mathcal{J}_{14}$ de ces diagrammes sont présentés par le tableau 3.4

TABLE 3.4 – Existence et stabilité des équilibres dans les régions des diagrammes opératoires des figures 3.2 et 3.3. La lettre S (resp. U) signifie stable (resp. instable). S'il n'y a pas de symbole, cela signifie que le point d'équilibre n'existe pas dans ce cas

Région	\mathcal{J}_0	\mathcal{J}_1	\mathcal{J}_2	\mathcal{J}_3	\mathcal{J}_4	\mathcal{J}_5	\mathcal{J}_6	\mathcal{J}_7	\mathcal{J}_8	\mathcal{J}_9	\mathcal{J}_{10}	\mathcal{J}_{11}	\mathcal{J}_{12}	\mathcal{J}_{13}	\mathcal{J}_{14}
E_0	S	U	S	U	U	U	U	U	U	U	U	U	U	U	U
E_1				S	S	S	U	S	S	U	S	U	U	S	S
E_2^1		S	S		U	S	S	U	S	S	S	S	S	S	S
E_2^2			U					U	U	U	U	U	U	U	U
E_c^1						U			U					U	U
E_c^2												U	S	U	S

TABLE 3.5 – Valeurs des paramètres biologiques utilisées pour le modèle (3.6)

Paramètres	m_1	m_2	a_1	a_2	K	k	μ	Figs
Valeurs	1.1	4.0	1.6	1.0	0.5	0.2	0.6	3.3, 3.4, 3.5

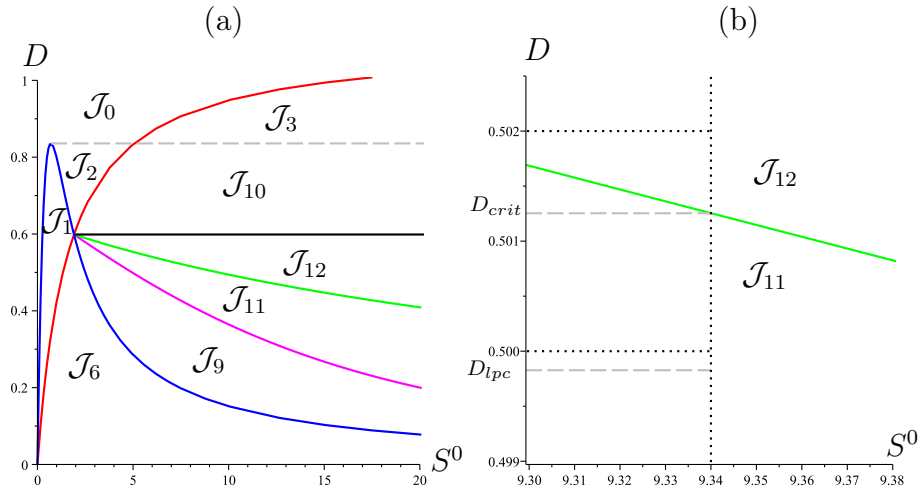


FIGURE 3.3 – (a) : Diagramme opératoire avec paramètres biologiques dans le tableau 3.5. (b) : Un zoom du diagramme opératoire à proximité des régions \mathcal{J}_{11} et \mathcal{J}_{12} .

Afin de montrer que l'équilibre de coexistence E_c^2 peut changer de stabilité par une bifurcation de Hopf avec émergence d'un cycle limite stable par le passage de la région \mathcal{J}_{12} à \mathcal{J}_{11} , tous les paramètres biologiques ont été fixés. Considérons également $S^0 = 9,34$ et changeons D , de haut en bas, pour obtenir les comportements suivants.

3.6.1 Apparition du cycle limite

Nous choisissons d'abord $(S^0, D) = (9.34, 0.502) \in \mathcal{J}_{12}$. Dans ce cas, la figure 3.5(a) illustre la bi-stabilité de E_c^2 et E_2^1 qui sont LES (voir tableau 3.4). Si on change la valeur de D de \mathcal{J}_{12} à \mathcal{J}_{11} (en diminuant D), alors E_c^2 est déstabilisé lors du croisement de la courbe Γ_8 (la courbe verte), qui donne lieu à un cycle limite par une bifurcation de Hopf.

Pour mieux illustrer le changement de stabilité de l'équilibre positif E_c^2 , nous avons dessiné les variations des valeurs propres de la matrice jacobienne M du système (3.6). En effet, la matrice jacobienne du système en E_c^2 a une

paire de valeurs propres complexes conjuguées

$$\lambda_j(D) = \alpha(D) \pm i\beta(D), \quad j = 1, 2.$$

En diminuant le paramètre de contrôle D , cette paire traverse l'axe imaginaire à la valeur critique $D = D_{crit} = F_5^{-1}(S^0 = 9.34) \approx 0.501253$ du demi-plan négatif au demi-plan positif (voir Figure 3.4), c'est-à-dire qu'il devient purement imaginaire pour D_{crit} tel que $\alpha(D_{crit}) = 0$, avec $\beta(D_{crit}) \neq 0$.

La condition de transversalité

$$\frac{d\alpha}{dD}(D_{crit}) \neq 0,$$

est clairement satisfait (cela ressort clairement de la figure 3.4(b)). Le premier coefficient de Lyapunov a été calculé à l'aide de Matcont et est négatif $l_1(D_{crit}) = -3,75783196 \times 10^{-3}$, donc la bifurcation est super-critique et un cycle limite stable unique (voir Figure 3.5(b)) bifurque à partir de l'équilibre E_c^2 .

3.6.2 Apparition d'une bifurcation hétéroclinique

Au fur et à mesure que nous descendons dans \mathcal{J}_{11} (en gardant $S^0 = 9,34$ fixe), nous avons une bi-stabilité de E_2^1 et un cycle limite qui est né de la bifurcation de Hopf. Le cycle limite s'agrandit (voir Figure 3.6(a)) jusqu'à ce que la valeur $D = D_{hom} \approx 0.49982707$ (voir Figure 3.3(b)) soit atteinte là où il disparaît (voir Figure 3.6(b)) via une bifurcation hétéroclinique lorsqu'il entre en collision avec une orbite hétéroclinique reliant E_0 , E_1 et E_2^2 .

Afin d'illustrer l'apparition du cycle limite et de comprendre ce qui se passe lorsque le cycle limite disparaît via une bifurcation hétéroclinique lorsque D varie, nous représentons dans la figure 3.7 le diagramme de bifurcation à un paramètre pour le système (3.6) lorsque tous les autres paramètres sont fixes.

L'ensemble ω limite projeté en coordonnée x ou y selon le paramètre opératoire D montre que les cycles limites sont nés à $D_{crit} \approx 0,501253$.

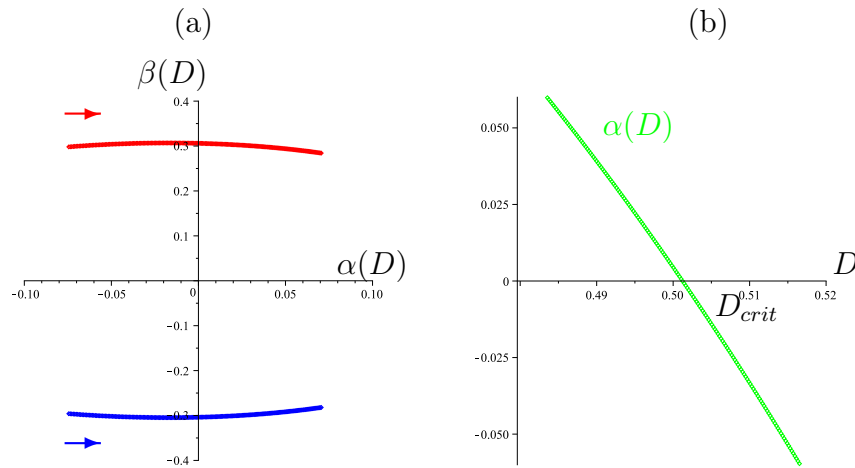


FIGURE 3.4 – Bifurcation de Hopf supercritique : (a) Variation d'une paire de valeurs propres complexes conjuguées. (b) Variation de la partie réelle correspondante en fonction de D montrant que son changement de signe à $D = D_{crit} \approx 0,501253$.

Lorsqu'on agrandit, on observe plus clairement l'apparition du cycle limite puis la disparition via l'orbite hétéroclinique aux points selles E_0 , E_1 et E_2^2 à $D = D_{het} \approx 0.49982707$ (voir Figure [3.7](#)).

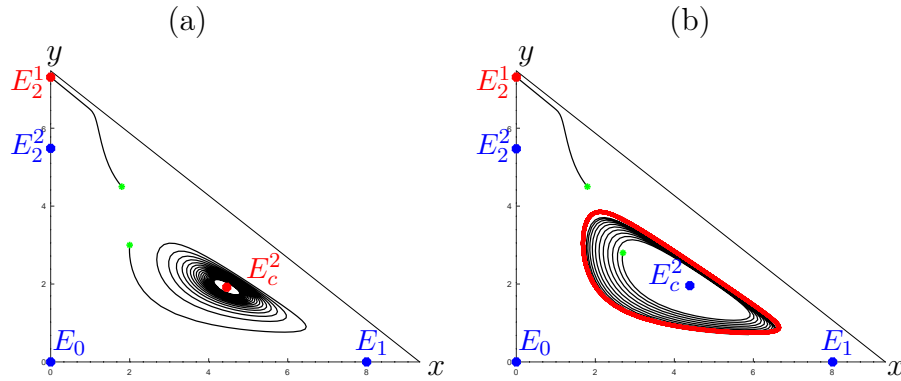


FIGURE 3.5 – (a) : $(S^0, D) = (9.34, 0.502) \in \mathcal{J}_{12}$. Dans ce cas nous avons une bi-stabilité de E_c^2 et E_2^2 . (b) : $(S^0, D) = (9, 34, 0, 5) \in \mathcal{J}_{11}$. Dans ce cas E_c^2 perd sa stabilité à travers une bifurcation de Hopf supercritique (voir Figure 3.4) créant un cycle limite stable. Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 3.5. Nous utilisons les codes couleurs ; Vert : conditions initiales, Rouge : attracteurs locaux et Bleu : équilibres instables.

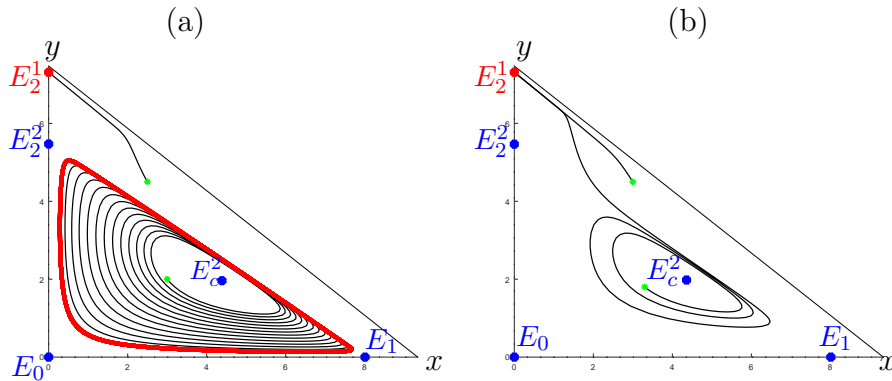


FIGURE 3.6 – Bifurcation homoclinique (a) : $(S^0, D) = (9.34, 0.4998275)$. Après la bifurcation de Hopf, le cycle limite s'agrandit. (b) : $(S^0, D) = (9, 34, 0, 499)$. Le cycle limite perd sa stabilité (par bifurcation homoclinique) et le seul attracteur restant est E_2^1 . Les paramètres biologiques sont donnés dans le Tableau 3.5.

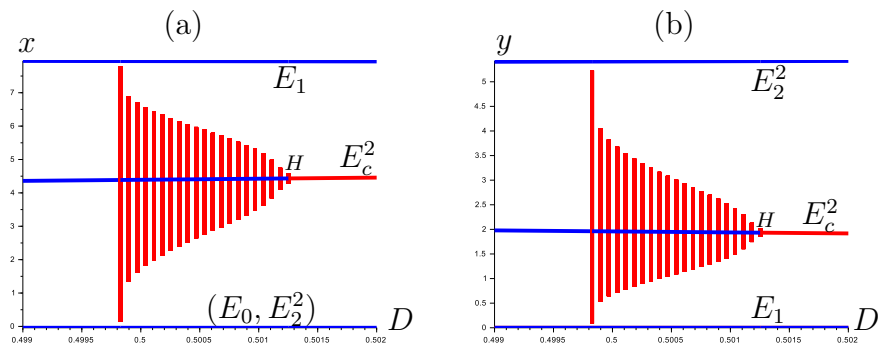


FIGURE 3.7 – Projections du ω -limite définie dans les variables $\{x, y\}$ pour $D \in [0.499, 0.502]$ et $S^0 = 9.34$, ce qui révèle l'émergence d'un cycle limite à travers une bifurcation de Hopf et sa disparition par bifurcation hétéroclitique. La ligne rouge est pour des équilibres stables (Bleu quand instable). H : Hopf bifurcation.

Bibliographie

- [1] N. Abdellatif, R. Fekih-Salem and T. Sari, Competition for a single resource and coexistence of several species in the chemostat, *Mathematical Biosciences and Engineering*, **13** (2016), 631-652.
- [2] J. F. Andrews, A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibitory substrates. *Biotechnology and Bioengineering*, **10** (1968), 707-723.
- [3] B. Bar and T. Sari, The operating diagram for a model of competition in a chemostat with an external lethal inhibitor, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-series B*, **25** (2020), 2093–2120.
- [4] G. J. Butler and G. S. K. Wolkowicz, A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutrient uptake, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **45** (1985), 138-151.
- [5] M.J. De Freitas and A.G. Fredrickson, Inhibition as a factor in the maintenance of the diversity of microbial ecosystems, *Journal of General Microbiology*, **106** (1978), 307-320.
- [6] M. Dellal and B. Bar, Global analysis of a model of competition in the chemostat with internal inhibitor, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-series B*, **26** (2021), 1129-1148.
- [7] M. Dellal, B. Bar and M. Lakrib, A competition model in the chemostat with allelopathy and substrate inhibition, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-series B*, **27** (2022), 2025-2050.

- [8] M. Dellal, M. Lakrib and T. Sari, The operating diagram of a model of two competitors in a chemostat with an external inhibitor, *Mathematical Biosciences*, **302** (2018), 27-45.
- [9] P. De Leenheer, B. Li and H. L. Smith, Competition in the chemostat : Some remarks, *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, **11** (2003), 229-248.
- [10] R. Fekih-Salem, A. Rapaport and T. Sari, Emergence of coexistence and limit cycles in the chemostat model with flocculation for a general class of functional responses, *Applied Mathematical Modelling*, **40** (2016), 7656-7677.
- [11] R. Fekih-Salem, J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari, Extensions of the chemostat model with flocculation, *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **397** (2013), 292-306.
- [12] P. Fergola, M. Cerasuolo, A. Pollio, G. Pinto and M. Della Greca. Allelopathy and competition between *Chlorella vulgaris* and *Pseudokirchneriella subcapitata* : Experiments and mathematical model, *Ecological Modelling*, **208** (2007), 205-214 .
- [13] H. Fgaier, M. Kalmokoff, T. Ells and H.J. Eberl, An allelopathy based model for the *Listeria* overgrowth phenomenon, *Mathematical Biosciences*, **247** (2014), 13-26.
- [14] G. Hardin, The competitive exclusion principle, *Science*, **131** (1960), 1292-1297.
- [15] J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari, *The chemostat : Mathematical Theory of Microorganism Cultures*, Wiley-ISTE, 2017.
- [16] S. B. Hsu, Y.S. Li and P. Waltman, Competition in the Presence of a Lethal External Inhibitor, *Mathematical Biosciences*, **177** (2000), 177-199.

- [17] S. B. Hsu and P. Waltman, Competition in the chemostat when one competitor produces a toxin, *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics*, **15** (1998), 471-490.
- [18] S. B. Hsu and P. Waltman, A survey of mathematical models of competition with an inhibitor, *Mathematical Biosciences*, **187** (2004), 53-91.
- [19] Y. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*, *Applied Mathematical Sciences*, Springer-Verlag New York, 2004.
- [20] R. E. Lenski and S. Hattingh, Coexistence of two competitors on one resource and one inhibitor : a chemostat model based on bacteria and antibiotics, *Journal of Theoretical Biology*, **122** (1986), 83-93.
- [21] B. Li, Global asymptotic behavior of the chemostat : general response functions and different removal rates, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **59** (1998), 411-422.
- [22] I. P. Martines, H. V. Kojouharov, J. P. Grover, A chemostat model of resource competition and allelopathy, *Applied Mathematics and Computation*, **215** (2009), 573-582.
- [23] J. Monod, La technique de culture continue : théorie et applications, *Annales de l'Institut Pasteur*, **79** (1950), 390-410.
- [24] T. Mtar, R. Fekih-Salem and T. Sari, Mortality can produce limit cycles in density-dependent models with a predator-prey relationship, *Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B*, **27** (2022), 7445-7467.
- [25] S. Nouaoura, R. Fekih-Salem, N. Abdellatif and T. Sari, Operating diagrams for a three-tiered microbial food web in the chemostat, *Journal of Mathematical Biology*, **85** :44 (2022).
- [26] S. Pavlou, Computing operating diagrams of bioreactors, *J. Biotechno*, **71** (1999), 7-16.
- [27] T. Sari and F. Mazenc, Global dynamics of the chemostat with different removal rates and variable yields, *Mathematical Biosciences and Engineering*, **8** (2011), 827-840.

- [28] T. Sari, Competitive Exclusion for Chemostat Equations with Variable Yields, *Acta Applicandae Mathematicae*, **123** (2013), 201-219.
- [29] H. L. Smith and P. Waltman, *The theory of the chemostat : Dynamics of microbial competition*, Cambridge University Press, 1995.
- [30] H. R. Thieme, Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations, *Journal of Mathematical Biology*, **30** (1992), 755-763.