



**HAL**  
open science

## Un modèle du chémostat. Compétition entre espèces au sein d'un bioréacteur

Kevin Cauvin, Romaric Condé

► **To cite this version:**

Kevin Cauvin, Romaric Condé. Un modèle du chémostat. Compétition entre espèces au sein d'un bioréacteur. Autre. 2014. hal-02795511

**HAL Id: hal-02795511**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02795511>**

Submitted on 5 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II  
MÉMOIRE DE PROJET.  
MASTER 1 - MATHÉMATIQUES ET APPLICATIONS.  
ANNÉE UNIVERSITAIRE 2013 – 2014.

---

**Un modèle du chémostat.**  
*Compétition entre espèces au sein d'un  
bioréacteur.*

---

- CAUVIN Kevin & CONDÉ Romaric -





UNIVERSITÉ MONTPELLIER II  
MÉMOIRE DE PROJET.  
MASTER 1 - MATHÉMATIQUES ET APPLICATIONS.  
ANNÉE UNIVERSITAIRE 2013 – 2014.

---

**Un modèle du chémostat.**  
*Compétition entre espèces au sein d'un  
bioréacteur.*

---

- CAUVIN Kevin & CONDÉ Romaric -





# Remerciements.

Nous remercions les membres de l'équipe MISTEA <sup>1</sup> de l'INRA <sup>2</sup> Montpellier, pour leur accueil chaleureux, leur bonne humeur, et leur gentillesse.

Adressons toute notre gratitude à notre tuteur, Alain Rapaport, sans qui ce projet n'aurait vu le jour. Que demander de mieux d'un professeur, outre sa disponibilité, sa bonne humeur (constante!), son énergie, sa pédagogie, et sa patience? La liste est loin d'être exhaustive...

Nous le remercions également pour ses multiples invitations à participer à des séminaires en rapport avec notre projet, ainsi que sa volonté de partager toute l'étendue de son savoir, aussi bien sur le plan théorique que pratique.

Nous garderons un bon souvenir de cette expérience fortement enrichissante, de ces remarques et astuces toujours pertinentes. Merci Alain!

Par extension, nous avons fortement apprécié le soutien matériel de l'INRA au travers du prêt d'ordinateurs, et d'une salle de travail agréablement partagée avec quelques doctorants et post-doctorants de toutes cultures. À cet effet, nous tenons à remercier Malika Nassif pour avoir pris de son temps, afin de nous installer dans un cadre de travail sans égal.

Aussi, nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance à notre cher ami Mario Veruete. Quelle fougue dans sa volonté de transmission de sa passion mathématique! Que dire de ses excellents cours sur Mathematica <sup>®</sup>, de ses interventions ponctuées d'humour... merci Mario d'avoir su conjuguer *ambiance de travail* et *ambiance détendue*.

Terminons cette page de remerciements avec une pensée pour Jean-Christophe Poggiale (Université d'Aix-Marseille) et Hal Smith (Université de Mathématiques et de Sciences Statistiques, Arizona) pour leurs indications éclairantes et leurs points de vues originaux sur le chémostat.

---

1. Mathématiques, Informatique et Statistiques pour l'Environnement et l'Agronomie.  
2. Institut National de la Recherche Agronomique.

Nous souhaiterions désormais aborder un ultime point : à l'heure d'une société régie par les maîtres mots *rapidité*, *compétitivité* et *rentabilité*, nous voulons souligner notre point de convergence avec la pensée de Voltaire :

« *Le monde avec lenteur marche vers la sagesse.* »

C'est ainsi que nous revendiquons fièrement, à travers ce projet, le bon usage de la lenteur : un certain temps nous a été nécessaire fin de mettre en forme ce projet, au travers de la compréhension du sujet jusqu'à la définition de ses limites. En quelque sorte, nous avons pris le temps nécessaire à notre *recherche*.







# Table des matières

<b>I</b>	<b>Introduction au chémostat.</b>	<b>2</b>
<b>1</b>	<b>Modélisation mathématique : historique et aboutissements.</b>	<b>3</b>
1.1	De la culture batch à la culture continue. . . . .	3
1.2	Les expériences de Jacques Monod. . . . .	5
<b>2</b>	<b>L'appareil expérimental « chémostat ».</b>	<b>8</b>
2.1	Description globale du dispositif. . . . .	8
2.2	Description approfondie de la fonction des différents récipients. . . . .	9
2.2.1	Le récipient d'alimentation. . . . .	9
2.2.2	Le récipient de culture. . . . .	9
2.2.3	Le récipient de collection. . . . .	10
2.3	Retour historique : principe d'exclusion compétitive et chémostat. . . . .	10
<b>II</b>	<b>Mathématiques des systèmes dynamiques.</b>	<b>12</b>
<b>3</b>	<b>Généralités sur les systèmes différentiels et dynamiques.</b>	<b>13</b>
3.1	Introduction et motivations. . . . .	13
3.2	Autour du théorème de Cauchy-Lipschitz. . . . .	16
3.2.1	Rappel : énoncé du théorème. . . . .	16
3.2.2	De l'importance de l'hypothèse « localement lipschitzien ». . . . .	17
3.2.3	De la non-nécessarité de la lipschitzianité pour l'unicité. . . . .	18
3.2.4	Exemple d'application du théorème de Cauchy-Lipschitz. . . . .	18
<b>4</b>	<b>Étude approfondie des systèmes dynamiques.</b>	<b>19</b>
4.1	Flot d'un système dynamique. . . . .	19
4.2	Points d'équilibres d'un système dynamique. . . . .	21
4.3	Propriétés locales et globales d'un système dynamique. . . . .	23
<b>III</b>	<b>Étude du chémostat à une espèce.</b>	<b>27</b>
<b>5</b>	<b>Présentation du système différentiel.</b>	<b>28</b>
5.1	Guide des notations employées. . . . .	28

5.2	Expression du système différentiel du chémostat. . . . .	29
<b>6</b>	<b>Chémostat à une espèce et analyse des trajectoires.</b>	<b>30</b>
6.1	Le paramètre « <i>break-even concentration</i> ». . . . .	30
6.2	Brève étude : comportement qualitatif de l'équation de croissance. . . . .	32
6.3	Brève étude : équilibres et portraits de phases. . . . .	33
6.4	Diagramme opératoire : survie ou lessivage? . . . . .	38
<b>IV</b>	<b>Étude du chémostat à deux espèces : compétition dans le chémostat.</b>	<b>40</b>
<b>7</b>	<b>Cinétique de Monod et étude des courbes de croissances.</b>	<b>41</b>
7.1	Cinétique de Monod : intersections des courbes de croissance. . . . .	41
7.2	Vous avez dit « <i>break-even concentration</i> »? . . . . .	43
<b>8</b>	<b>Propriétés générales du système différentiel.</b>	<b>45</b>
<b>9</b>	<b>Étude du chémostat avec un taux de dilution <math>D</math> constant. Généralités.</b>	<b>50</b>
9.1	Équilibres à <i>break-even concentration</i> différentes. . . . .	50
9.1.1	Préliminaire à l'étude des stabilités des équilibres. . . . .	59
9.1.2	Stabilité de l'équilibre $E_0^*$ , dit « de lessivage ». . . . .	59
9.1.3	Stabilité de l'équilibre $E_1^*$ , où $X_1 = 0$ . . . . .	60
9.1.4	Stabilité de l'équilibre $E_2^*$ , où $X_2 = 0$ . . . . .	60
9.1.5	Conclusion sur les stabilités des différents équilibres. . . . .	61
9.2	Équilibres à <i>break-even concentration</i> égales. . . . .	64
<b>10</b>	<b>Étude du chémostat avec un taux de dilution <math>D</math> variable.</b>	<b>67</b>
10.1	Introduction générale. . . . .	67
10.1.1	De la motivation à la problématique. . . . .	67
10.1.2	Cadrage de l'étude : notations et considérations. . . . .	68
10.2	Un premier résultat sur le lessivage. . . . .	69
10.3	Exposé des principaux points d'intérêt. . . . .	71
10.3.1	Redéfinition du paramètre « <i>break-even concentration</i> ». . . . .	71
10.3.2	Rappel des résultats pour un taux de dilution variable. . . . .	73
10.3.3	Système différentiel du chémostat en temps « lent/rapide ». . . . .	73
10.4	De l'existence de solutions périodiques. . . . .	74
<b>V</b>	<b>Appendices.</b>	<b>79</b>
<b>A</b>	<b>Programmes Matab <math>\text{\textcircled{R}}</math> utilisés.</b>	<b>81</b>
A.0.1	Programme chemoprog.m. . . . .	81
A.0.2	Programme chemo.m. . . . .	86

<b>B</b>	<b>Simulations numériques et captures d'écran.</b>	<b>87</b>
B.0.3	Une des deux espèces s'éteint - $D$ périodique. . . . .	88
B.0.4	Une des deux espèces s'éteint - $D$ constant. . . . .	90
B.0.5	Lessivage des deux espèces - $D$ périodique. . . . .	92
B.0.6	Lessivage des deux espèces - $D$ constant. . . . .	94
B.0.7	Survie des deux espèces - $D$ périodique. . . . .	96
<b>C</b>	<b>Étude Maple <sup>TM</sup>.</b>	<b>98</b>



# Introduction.

Ce mémoire traite d'un modèle du chémostat, dont le rôle demeure central en mathématiques de l'écologie. Le principe en est simple : on considère le problème de la croissance de micro-organismes. Typiquement, on peut citer l'exemple de l'évolution d'une population de bactéries qui, pour se développer, nécessite une source d'énergie riche en carbone.

Supposons que nous avons ces bactéries dans un « container », où un expérimentateur y ajoute continuellement des substances nutritives. Ce « container », que l'on suppose correctement mélangé, possède également un orifice de sortie, c'est ainsi que les bactéries et les nutriments peuvent s'écouler.

Supposons *a fortiori* que la croissance de la population de bactéries est contrôlée par un seul élément nutritif « limitant ». En d'autres termes, les autres nutriments sont en excès et toutes les conditions nécessaires pour la croissance des bactéries sont vérifiées.

La question que l'on se pose est la suivante : comment pouvons-nous comprendre la dynamique dans ce « container » (qui sera, *in fine*, notre chémostat) ? En particulier, on se posera la question de la présence effective d'états d'équilibres, que l'on qualifiera et quantifiera.



## Première partie

# Introduction au chémostat.





# Chapitre 1

## Modélisation mathématique : historique et aboutissements.

En 1950, le terme *chemostat* a été simultanément introduit par Jacques Monod et deux physiciens américains, Aaron Novick et Léo Szilard, bien que ceux-ci ne se connaissent pas<sup>1</sup>. Ce nom est, en fait, un acrostiche de « *Chemical environment is static* ».

Tout d'abord, commençons par une brève introduction à la modélisation mathématique en biologie. Nous décrirons ensuite le modèle du chémostat, ainsi que l'appareil expérimental éponyme, dans le cadre d'un prochain chapitre.

### 1.1 De la culture batch<sup>2</sup> à la culture continue<sup>3</sup>.

Décrivons d'ores et déjà le modèle de la boîte de Pétri, dispositif très utilisé en microbiologie, dont le principe de fonctionnement est assez simple.

On considère la croissance d'une espèce bactérienne que l'on place dans un milieu de culture équilibré, contenant tous les nutriments indispensables à son développement (du glucose, par exemple).

Enfin, supposons que les paramètres physico-chimiques régissant son évolution (température et pH, par exemple) sont optimaux.

---

1. En fait, l'initiateur de la théorie du chémostat est plutôt Monod ([Mon50]), qui employait le nom de *bactogène*, ce nom devint *bactostat* à la suite de sa rencontre avec Novick ([Nov50]).

2. L'expression « culture batch », ou « culture discontinue », désigne une culture pratiquée sans addition de nutriments, ni élimination de déchets en cours de croissance.

3. On désigne la « culture continue » par opposition à la « culture batch ».

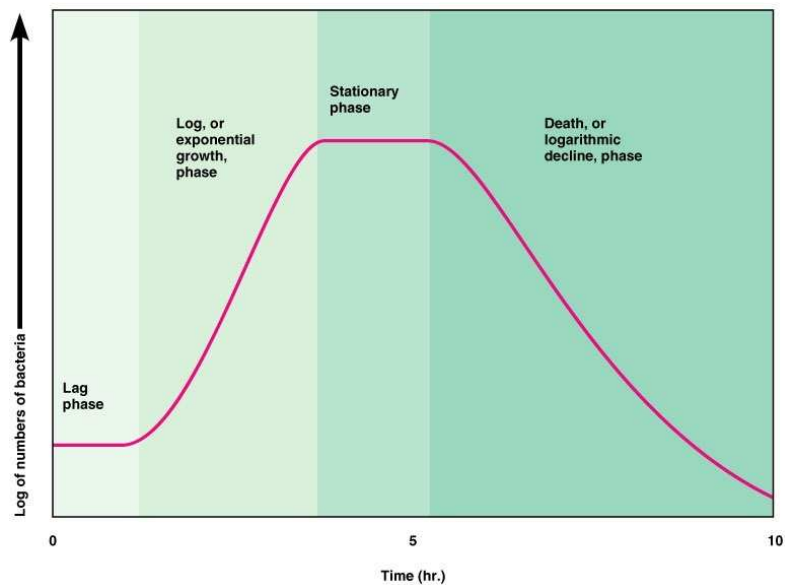


FIGURE 1.1.1 – Évolution de la population bactérienne dans une boîte de Pétri.

Dans la pratique, on observera plusieurs phases :

- D’abord, les espèces bactériennes sont confrontées au changement brutal de leur environnement, puisque celles-ci ne sont pas habituées à une présence importante de substrat. C’est une phase dite *de latence*.
- Ensuite, typiquement, on observe une phase *de croissance*, de type *exponentielle* ou *logarithmique*.
- La croissance des espèces bactériennes ralentit peu à peu, jusqu’à un certain instant où tout le substrat a été consommé. Cette phase de ralentissement, dite *de saturation*, ou *phase stationnaire*, dépend du type cellulaire et des conditions de culture.
- Enfin, au moment où la totalité du substrat a été consommée, on assiste à une phase *de mort*, ou *déclin logarithmique*, puisque les espèces bactériennes n’ont plus de ressources. Le taux de mortalité augmente jusqu’à devenir constant (la culture meurt).

Sur le graphique 1.1.1, on constate que l’allure d’une telle croissance bactérienne ressemble à celle d’une gaussienne, admettant une courbe en « S » dans sa partie de croissance exponentielle.

Expliquons maintenant la signification du titre. La boîte de Pétri, que nous venons de décrire précédemment, est l'archétype du matériel permettant une culture « batch ». Entre autres, le recueil des produits synthétisés est possible à tout moment, y compris pendant la phase de déclin. Cependant, le rendement est limité : la biomasse et les produits sont recueillis en quantité faible, à cause du non-maintien de la phase exponentielle.

Le chémostat, quant à lui, est l'un des modèles rendant possible cette culture continue : nous le verrons par la suite. Outre une récupération des produits au fur et à mesure de leur production, le chémostat permet un maintien de la phase exponentielle, donc une optimalité du rendement.

## 1.2 Les expériences de Jacques Monod.

Les apports scientifiques de Jacques Monod<sup>4</sup> (1910 - 1976), biologiste français de l'Institut Pasteur à Paris, sont considérables.

En 1930, Monod propose de regarder l'évolution de la biomasse en fonction du temps, au lieu de la quantité de bactéries (qui requiert un appareillage de précision et à mesure rapide).

Monod observe alors qu'une telle évolution ne suit pas une loi de type « croissance logistique », c'est-à-dire du type (avec  $K$ ,  $r$  deux constantes positives, et  $a$  une constante réelle quelconque) :

$$f : t \in \mathbb{R}^+ \mapsto \frac{K}{1 + ae^{-rt}} \in \mathbb{R}$$

Le modèle de la croissance logistique n'est plus considéré comme une loi universelle permettant de décrire la croissance d'une population, comme le pensaient les scientifiques jusqu'alors.

Vient alors la question suivante : quelle(s) hypothèse(s) peut-on remettre en question ? Historiquement, deux hypothèses étaient formulées :

- Hypothèse de *conservation de la masse* ou *loi de Lavoisier* ( $B$  représente la quantité de biomasse,  $S$  celle du substrat,  $k$  désigne un coefficient stœchiométrique) :

$$B + kS = M_0 \tag{1.2.1}$$

---

4. Renommé pour ses travaux sur la transcription des gènes, Monod obtient, en 1965 et conjointement avec François Jacob et André Lwoff (chercheurs français en biologie), le prix Nobel pour une découverte concernant le contrôle génétique des synthèses enzymatiques et virales.

— Hypothèse de *proportionnalité* de la dérivée temporelle de  $B$  par rapport à  $S$  et  $B$  :

$$\frac{dB}{dt} = \mu SB \quad (1.2.2)$$

La combinaison de ces deux hypothèses 1.2.1 et 1.2.2 donne l'équation 1.2.3 suivante :

$$\frac{dB}{dt} = \mu \frac{M_0}{k} B \left( 1 - \frac{B}{M_0} \right) \quad (1.2.3)$$

qui est bien l'équation logistique, dont Jacques Monod a souligné la non-universalité. Monod va réfuter la seconde hypothèse, afin d'associer la loi de Lavoisier avec la loi de Michaelis-Menten<sup>5</sup> (datant de 1913) :

$$\mu(S) = \frac{\mu_{max} S}{K_S + S}$$

où  $\mu_{max}$  désigne le taux de croissance maximale<sup>6</sup>, et  $K_S$  est le taux de demi-saturation<sup>7</sup>, ces deux paramètres étant intrinsèques à chaque espèce.

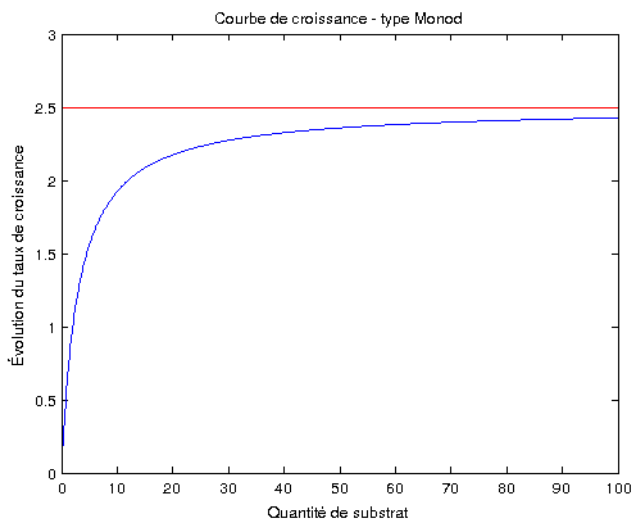


FIGURE 1.2.1 – Représentation graphique d'une cinétique de type « Monod ».

5. Monod n'a pas immédiatement noté la similitude présentée entre « sa » fonction et celle de Michaelis-Menten, équation dérivée de la cinétique enzymatique. Il ne l'a reconnu que plus tard.

6. Ce taux de croissance maximale n'est jamais atteint. Il est asymptotiquement atteint, c'est-à-dire lorsque  $S \rightarrow +\infty$ .

7. C'est-à-dire que  $\mu(K_S) = \frac{1}{2}\mu_{max}$ .

Ce modèle de cinétique présente bien le caractère de saturation au fur et à mesure du temps, puisque :

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

Bien entendu, il existe d'autres modèles pour exprimer la cinétique  $\mu$ , comme des modèles linéaires, ou encore le modèle de Haldane :

$$\mu(S) = \frac{\bar{\mu}S}{K_S + S + \frac{S^2}{\alpha}}$$

où  $\bar{\mu}$ ,  $K_S$  et  $\alpha$  désignent des paramètres strictement positifs propres à l'espèce étudiée.

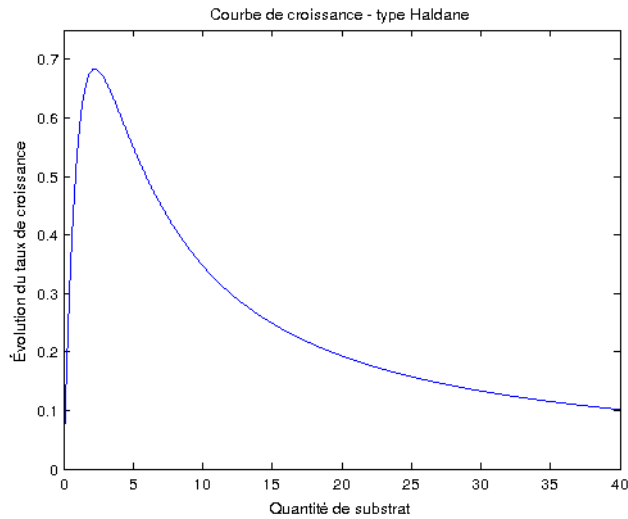


FIGURE 1.2.2 – Représentation graphique d'une cinétique de type « Haldane ».

Ce modèle de cinétique présente plutôt un caractère d'épuisement au fur et à mesure du temps, puisque, dans ce cas :

$$\lim_{S \rightarrow +\infty} \mu(S) = 0$$



## Chapitre 2

# L'appareil expérimental « chémostat ».

### 2.1 Description globale du dispositif.

Une fois le modèle du chémostat décrit, rappelons que le terme *chemostat* provient de l'acrostiche « *Chemical environment is static* ». En 1950, Jacques Monod souligne l'inconvénient de la culture « batch » où l'environnement aquatique n'est pas constant, et suggère ainsi de travailler sur un système isochore<sup>1</sup>. Ainsi, les mesures se référant au temps mis par les bactéries pour s'accroître ne nécessiteront pas d'appareillage à mesure rapide.

Nous donnons ici une description purement schématique du dispositif « chémostat ». Dans la réalité, un tel appareil peut se présenter sous plusieurs formes. Imaginons un dispositif de trois récipients connectés en série et reliés par des pompes réglées à la même vitesse.

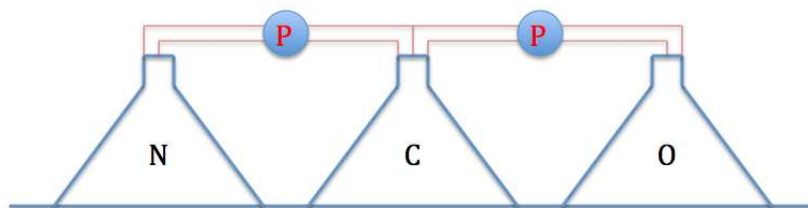


FIGURE 2.1.1 – Principe de fonctionnement du chémostat.

---

1. C'est-à-dire à volume constant.



## 2.2 Description approfondie de la fonction des différents récipients.

Dans toute cette partie, le lecteur pourra constamment se référer à la Figure 2.1.1, présentant le principe de fonctionnement schématique du dispositif « chémostat ».

Par ailleurs, nous rappelons au lecteur que les pompes  $P$  effectuent le transfert de matière d'un récipient au suivant, et que celles-ci fonctionnent à la même vitesse. C'est ce qui permet, entre autres, de maintenir un volume constant au sein du récipient  $C$ .

### 2.2.1 Le récipient d'alimentation.

Le récipient  $N$ , appelé *source d'alimentation*, contient tous les nutriments nécessaires à la croissance des micro-organismes. On fait l'hypothèse que tous ces nutriments sont en excès, excepté un, que l'on appellera *nutriment limitant*.

Le débit circulant du récipient  $N$  au récipient  $C$  doit être convenablement réglé. En effet, l'expérimentateur souhaite obtenir un certain taux de croissance (fixé avant l'expérience), puisque la vitesse de la multiplication cellulaire est directement dépendante de l'approvisionnement en nutriments.

Dans la pratique, le récipient d'alimentation est relié au récipient  $C$  via une tubulure sur laquelle est placée une vanne de réglage du débit de renouvellement, à l'instar d'une pompe classique.

### 2.2.2 Le récipient de culture.

Le récipient  $C$ , appelé *récipient de culture*, est le lieu où l'on observera un phénomène de « *struggle for existence* », c'est-à-dire que la disposition de plusieurs souches bactériennes dans le même environnement entraînera inévitablement une compétition entre elles pour accéder à la nourriture.

Ce récipient est alimenté par la source d'alimentation, qui apporte des nutriments aux micro-organismes. On le supposera globalement bien mélangé, ceci étant possible moyennant la présence d'un appareil motorisé, par exemple, une turbine.

Soulignons que si le taux de dilution  $D$  est trop élevé, les souches bactériennes ne pourront pas croître davantage, et dans ce cas, on assiste à un phénomène dit de lessivage (*washout*) où toute la culture microbienne va être propulsée dans le récipient de collection, dont nous parlerons dans la sous-section suivante.

Le biologiste américain Garrett Hardin a mis en évidence, en 1960, le principe d'exclusion compétitive, que nous exposons ci-après.

**Principe d'exclusion compétitive (Principe de Gause).** Considérons deux espèces exploitant une ressource limitante écologique unique, et supposons que l'on place ces espèces dans un milieu stable et homogène. Alors ces deux espèces ne peuvent coexister indéfiniment, la plus compétitive des deux espèces finissant par éliminer l'autre.

### 2.2.3 Le récipient de collection.

Enfin, c'est dans le récipient  $O$ , appelé *récipient de collection* (*overflow*, en anglais), que les produits du récipient de culture  $C$  sont collectés. Il contiendra ainsi des nutriments, des micro-organismes, et potentiellement des produits provenant de ces micro-organismes.

C'est dans ce récipient que les mesures pourront être faites, afin de ne pas perturber l'action qui se déroule au sein du récipient de culture, dont le volume reste ainsi constant. Typiquement, ce récipient de collection est plutôt remplacé par un siphon de trop-plein, permettant une évacuation maîtrisable d'une partie de la culture.

## 2.3 Retour historique : principe d'exclusion compétitive et chémostat.

Au fil du temps, les mathématiciens ont publié de nombreux travaux autour de la preuve du principe d'exclusion compétitive au sein du chémostat.

- Nous les recensons en table 2.1 à titre historique, en notant :
- $D_i$  le taux de dilution relatif à l'espèce  $i$ ,
  - $D$  le taux de dilution global au sein du chémostat,
  - $\mu_i$  la cinétique employée pour l'espèce  $i$ .

Date	Auteur(s)	Hypothèses		Commentaires	Bibliographie
1977	Hsu, Hubbell, Waltman	$D_i = D$	$\mu_i$ Monod		[Hsu77]
1978	Hsu		$\mu_i$ Monod	Extension de la preuve précédente.	[Hsu78]
1980	Armstrong, McGehee	$D_i = D$	$\mu_i$ monotone		[Arm80]
1985	Butler, Wolkowicz	$D_i = D$	$\mu_i$ quelconque	Preuve assez technique.	[But85]
1992	Wolkowicz, Lu	$D_i \neq D$	$\mu_i$ quelconque	Condition supp. difficile exigée.	[Wol92]
1997	Wolkowicz, Xia	$D_i \simeq D$	$\mu_i$ monotone		[Wol97]
1998-1999	Li	$D_i \simeq D$	$\mu_i$ quelconque		[Li99]
-	-	$D_i \neq D$	$\mu_i$ monotone	<b>Le problème est encore ouvert !</b>	-

TABLE 2.1 – Les preuves du principe d'exclusion compétitive pour le chémostat.





Deuxième partie

Mathématiques des systèmes  
dynamiques.



## Chapitre 3

# Généralités sur les systèmes différentiels et dynamiques.

Commençons par quelques rappels (nous partons du principe que le lecteur connaît les bases d'un cours d'équations différentielles de Licence).

### 3.1 Introduction et motivations.

**Définition** (système dynamique). Un **système dynamique** est un ensemble physique, économique, environnemental (ou d'un autre domaine) dont l'**état** (ensemble de grandeurs suffisant à qualifier le système) évolue au cours du temps.

*Remarque.* L'étude de l'évolution d'un système nécessite donc la connaissance de son état initial (son état à un instant  $t_0$ , souvent pris égal à 0) ainsi que de sa loi d'évolution (en général, une ou plusieurs équations différentielles).

Beaucoup d'adjectifs existent pour pouvoir qualifier un système dynamique : on pourra parler de système à **temps continu** ou à **temps discret, autonome** (si sa loi d'évolution ne dépend pas du temps) ou **non autonome**, par exemple.

**Exemple.** L'oscillateur harmonique est un exemple de système dynamique autonome à temps continu :

$$\frac{d^2\xi}{dt^2} + \omega^2\xi = 0$$

où  $\omega$  dépend des paramètres du problème.



**Exemple.** Considérons un pendule, c'est-à-dire un point matériel de masse  $m$ , attaché à l'extrémité d'une tige rectiligne non déformable de longueur  $L$ . L'autre extrémité est le point  $O$ , origine du repère d'étude. On notera  $g$  l'accélération de la pesanteur. La configuration est la suivante (figure 3.1.1) :

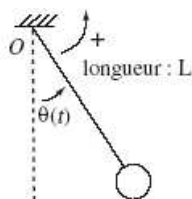


FIGURE 3.1.1 – Un exemple de système dynamique : le pendule pesant.

On négligera les éventuels frottements et la masse de la tige. On notera  $\theta$  l'angle orienté que fait le pendule avec la verticale. L'application des principes de la mécanique donne les équations du mouvement, constituant à elles seules un système dynamique :

$$\begin{cases} \dot{\theta} = \omega \\ \dot{\omega} = -\frac{g}{L} \sin \theta \end{cases}$$

Désormais, fixons  $\mathcal{U}$  un ouvert de  $\mathbb{R}^n$  et  $f$  une fonction de classe  $\mathcal{C}^1$  de  $\mathcal{U} \times \mathbb{R}^+$  à valeurs dans  $\mathbb{R}^n$ . Dès à présent, sauf mention contraire, nous considérerons le système dynamique suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, t) \\ x(t_0) = x_0 \end{cases} \quad (3.1.1)$$

Souvent, nous supposons la simple « locale lipschitziannité » de  $f$ .

**Définition** (trajectoire, orbite, portrait de phase). Considérons le système précédemment établi. On définit :

- une **trajectoire** du système comme une solution de ce système.
- une **orbite** du système comme une courbe, image de l'ensemble des temps par une trajectoire du système.
- un **portrait de phase** comme un ensemble d'orbites du système, chaque orbite étant pourvue de flèches indiquant le sens croissant du temps.

**Exemple.** Ce système dynamique représente l'évolution temporelle d'un pendule plan, amorti par le terme en «  $-\frac{1}{4}y$  ». Traçons son portrait de phase.

$$\begin{cases} \dot{x} = y \\ \dot{y} = -\sin x - \frac{1}{4}y \end{cases}$$

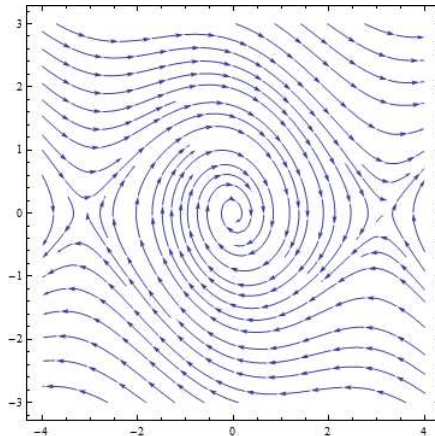


FIGURE 3.1.2 – Portrait de phase du pendule pesant plan amorti.

**Exemple.** Traçons le portrait de phase du pendule pesant plan sans amortissement (dont la configuration est présentée en figure 3.1.1).

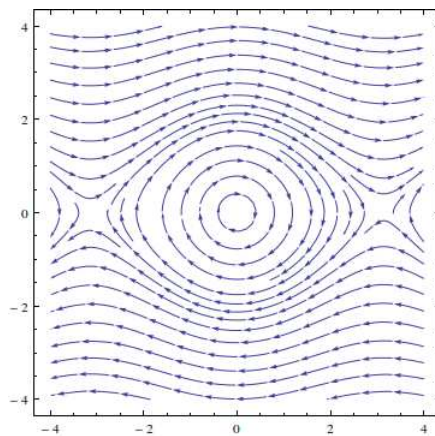


FIGURE 3.1.3 – Portrait de phase du pendule pesant plan non amorti.

## 3.2 Autour du théorème de Cauchy-Lipschitz.

### 3.2.1 Rappel : énoncé du théorème.

Profitons-en pour exposer un court intermède historique. Augustin Cauchy, mathématicien Français (1789 – 1857), a apporté une contribution non négligeable à toutes les branches des mathématiques.

Nous lui devons, entre autres, la première définition rigoureuse de la continuité (maniant les  $\varepsilon$  et  $\eta$ ). En ce qui concerne les systèmes dynamiques, l'importante notion de déterminisme<sup>1</sup> est étroitement liée au théorème de Cauchy-Lipschitz, que nous rappelons ci-après, la première formulation datant de 1820.

**Théorème** (Cauchy-Lipschitz). *Soit  $(E)$  l'équation différentielle  $\dot{x} = f(x)$ , où  $f$  est une fonction localement lipschitzienne sur un ouvert  $\mathcal{U}$  de  $\mathbb{R}^n$  dans  $\mathbb{R}^n$ . Alors, pour tout  $x_0 \in \mathcal{U}$ , il existe une unique solution maximale de  $(E)$  satisfaisant à l'équation  $x(t_0) = x_0$ .*

Rappelons ce qui est sous-entendu derrière le mot *maximal*. Pour chaque condition initiale  $x_0$ , nous pouvons choisir un certain intervalle de temps (que l'on notera  $I_{x_0}$ ), ouvert, maximal au sens de l'inclusion, hors duquel la solution sort de  $\mathcal{U}$  ou n'est, tout simplement, pas définie.

Une formulation équivalente du théorème de Cauchy-Lipschitz serait la suivante : à un instant présent fixé, correspond un passé et un avenir uniques.<sup>2</sup>

**Corollaire.** *Deux orbites distinctes sont disjointes.*

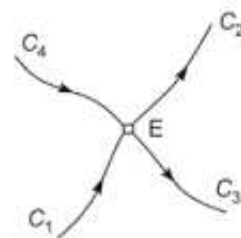
*Démonstration.* C'est une conséquence directe du théorème de Cauchy-Lipschitz : si ces deux orbites avaient un point commun, on les « reconstitue » grâce au théorème de Cauchy, de façon unique à partir de ce point.  $\square$

1. Que le lecteur impatient soit rassuré : nous expliquerons ce que nous sous-entendons quelques lignes après.

2. C'est ce que nous sous-entendions par déterminisme! (Voir note 1).

*Attention.* Un schéma de trajectoires comme celui indiqué ci-contre n'est pas exclu par ce corollaire : il suffit de l'interpréter correctement.

Les  $C_i$  (pour  $i \in \{1, \dots, 4\}$ ) ainsi que  $E$  (que nous appellerons *équilibre*) constituent nos cinq trajectoires.  $C_1$  et  $C_3$  font partie de la même orbite lorsqu'on les raccorde. Il en est de même pour  $C_2$  et  $C_4$ .



Nous avons donc un nombre d'orbites supérieur à 2.

### 3.2.2 De l'importance de l'hypothèse « localement lipschitzien ».

Rapidement, mettons en exergue l'importance de cette hypothèse. Considérons, par exemple, l'équation différentielle suivante, sur  $\mathbb{R}$  :

$$\dot{x} = \sqrt{|x|}$$

On a donc, ici, posé  $f(x) := \sqrt{|x|}$ . Cette fonction ne possède pas le caractère « localement lipschitzien » exigé par le théorème de Cauchy-Lipschitz.

Le lecteur pourra vérifier que l'équation différentielle précédente admet une infinité de solutions telles que  $x(0) = 0$ . Autrement dit, il existe une infinité de trajectoires qui se coupent au point  $(0, 0)$ . En voici quelques exemples.

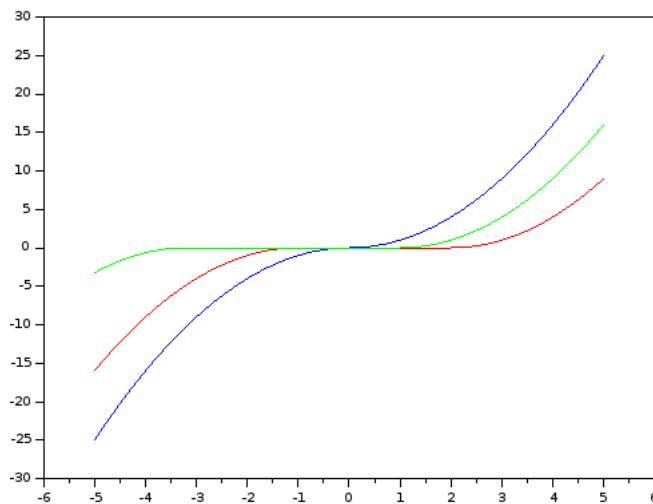


FIGURE 3.2.1 – Quelques trajectoires de  $\dot{x} = \sqrt{|x|}$  vérifiant  $x(0) = 0$  (Scilab).

### 3.2.3 De la non-nécessarité de la lipschitzianité pour l'unicité<sup>3</sup>.

De même que précédemment, nous souhaitons mettre en exergue le fait que le côté « lipschitzien » n'est pas nécessaire pour obtenir l'unicité de l'orbite contenant  $x$ . Nous ne donnons que les grandes lignes de ce contre-exemple sans trop nous attarder.

Considérons, par exemple, l'équation différentielle suivante, sur  $\mathbb{R}$  :

$$\dot{x} = 1 + \delta_x (\mathbb{R}^+)$$

où :

$$\delta_x (\mathbb{R}^+) := \begin{cases} 1 & \text{si } x \in \mathbb{R}^+ \\ 0 & \text{si } x \in \mathbb{R}_*^- \end{cases}$$

désigne la fonction de Dirac.

Le lecteur pourra aisément vérifier que la fonction  $f(x) := 1 + \delta_x (\mathbb{R}^+)$  n'est pas lipschitzienne (donc, *a fortiori*, localement lipschitzienne !), et pourtant, tout couple  $(t_0, x_0) \in \mathbb{R}^2$  appartient à une unique trajectoire, définie pour tout  $t \in \mathbb{R}$ .

### 3.2.4 Exemple d'application du théorème de Cauchy-Lipschitz.

Reprenons l'exemple du pendule pesant, modélisé par la figure 3.1.1. On peut écrire  $(\dot{\theta}, \dot{\omega}) = f(t, \theta, \omega)$  où :

$$\begin{aligned} f : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^2 &\longrightarrow \mathbb{R}^2 \\ (t, \theta, \omega) &\longmapsto (\omega, -\delta^2 \sin \theta) \end{aligned}$$

en posant  $\delta := \sqrt{\frac{g}{L}}$ . Soient  $t \in \mathbb{R}$ ,  $(\theta_1, \omega_1) \in \mathbb{R}^2$ ,  $(\theta_2, \omega_2) \in \mathbb{R}^2$ . On a :

$$\begin{aligned} \|f(t, \theta_2, \omega_2) - f(t, \theta_1, \omega_1)\|_1 &\leq |\omega_2 - \omega_1| + \delta^2 |\sin \theta_2 - \sin \theta_1| \\ &\leq (1 + \delta^2) \cdot \|(\theta_2 - \theta_1, \omega_2 - \omega_1)\|_1 \end{aligned}$$

et  $f$  est donc  $(1 + \delta^2)$ -lipschitzienne en  $(\theta, \omega)$ .

Ainsi, le théorème de Cauchy-Lipschitz permet de conclure qu'à toute condition initiale, correspond une unique solution globale (*i.e.* définie pour tout temps  $t \in \mathbb{R}$ ) de l'équation du pendule simple.

---

3. Le titre de cette sous-section, aux fragrances faussement lyriques, n'est réellement assumé que par l'un des deux auteurs.





## Chapitre 4

# Étude approfondie des systèmes dynamiques.

### 4.1 Flot d'un système dynamique.

**Définition** (flot). On note  $\phi(t, x_0)$  l'application qui, à tout état initial  $x_0$ , fait correspondre son devenir à l'instant  $t$ , via le système dynamique étudié. La famille d'applications  $\phi(t, x_0)$ , que l'on note parfois  $(\Phi_t)_{t \in \mathbb{R}}$ , est le **flot** du système dynamique étudié.



FIGURE 4.1.1 – Représentation (très) imagée du flot.

*Remarque.* Nous dirons que nous avons affaire à *un groupe à un paramètre de difféomorphisme*.

En effet, on peut voir le flot comme une application  $\Phi$  différentiable de  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$  dans  $\mathbb{R}^n$ , telle que les sections  $\Phi_t$  sont des difféomorphismes de la variété  $\mathbb{R}^n$  vérifiant :

$$\forall (s, t) \in \mathbb{R}^2, \Phi_{s+t} = \Phi_s \circ \Phi_t$$



Fixons une condition initiale  $x(0) = x_0$  et expliquons pourquoi cette dernière relation est évidente d'un point de vue géométrique :

- L'action de  $\Phi_{s+t}$  sur  $x \in \mathbb{R}^n$  est l'état du système à l'instant  $s+t$  selon cette condition initiale.
- $\Phi_s \circ \Phi_t$  va agir sur  $x \in \mathbb{R}^n$  : d'abord en lui associant l'état du système à l'instant  $t$  selon cette condition initiale, et ensuite en lui associant l'état du système  $s$  unités de temps plus tard.

*Remarque.* L'équation 3.1.1 peut se réécrire ainsi, en faisant intervenir le flot :

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = f \circ \phi$$

Tout au long de ce mémoire, nous ferons l'abus de langage suivant<sup>1</sup> : nous désignerons indifféremment  $\phi$  et  $\Phi$  par l'appellation « flot ».

**Définition** (durée de vie). On notera  $I_{x_0}$  le plus grand ouvert du théorème de Cauchy-Lipschitz pour lequel l'équation 3.1.1 admet une unique solution maximale  $\Phi$ . On définit la **durée de vie** en  $(t_0, x_0)$  de la solution  $\Phi$  au problème de Cauchy comme :

$$\tau(t_0, x_0) := \sup \{t \in \mathbb{R} / [t_0, t_0 + t[ \subset I_{x_0}\}$$

**Exemple.** Considérons l'équation différentielle :

$$\dot{x} = x^2$$

Le théorème d'existence et d'unicité de Cauchy-Lipschitz s'applique à cette équation. Il montre que si une solution  $x$  s'annule pour une certaine valeur  $t_0$ , elle s'annule partout. Par contraposée, une solution non identiquement nulle ne s'annule pour aucune valeur de  $t$ , et on peut ainsi intégrer l'équation précédente en :

$$-\frac{1}{x(t)} + \frac{1}{x(t_0)} = t - t_0$$

D'où, en posant  $x(t_0) = x_0$  :

$$x(t) := \frac{x_0}{1 - x_0(t - t_0)}$$

Le dénominateur s'annule en  $t_D = t_0 + \frac{1}{x_0}$ . L'intervalle de définition de la solution maximale du problème précédent est le plus grand intervalle de  $\mathbb{R}$  contenant  $t_0$  et ne contenant pas  $t_D$ .

---

1. Cet abus de langage nous semblait licite... puisque nous l'avons rencontré dans la littérature !

C'est donc :

- L'intervalle  $]-\infty, t_D[$  si  $x_0 > 0$ .
- L'intervalle  $]t_D, +\infty[$  si  $x_0 < 0$ .

Le flot de cette équation différentielle est donc l'application :

$$t \mapsto \begin{cases} 0 & \text{si } x_0 = 0 \\ \frac{x_0}{1-x_0(t-t_0)} & \text{si } x_0 \neq 0 \end{cases}$$

Par exemple, le flot de cette équation différentielle pour la condition initiale  $x(0) = x_0$  se simplifie donc en :

$$t \mapsto \begin{cases} 0 & \text{si } x_0 = 0 \\ \frac{x_0}{1-tx_0} & \text{si } x_0 \neq 0 \end{cases}$$

## 4.2 Points d'équilibres d'un système dynamique.

Moralement, un système physique étant donné, nous avons le droit de nous demander si celui-ci va atteindre un état de « repos ». Dans le cadre du pendule (figure 3.1.1), nous nous doutons que le fait de lui donner une impulsion (ou une énergie) va entraîner un mouvement qui va s'amortir, pour atteindre un état d'immobilité. C'est toute la motivation qui nous permet d'introduire la notion d'*équilibre*.

**Définition** (point d'équilibre). Le point  $x^*$  est appelé **point d'équilibre** du système 3.1.1 si :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, f(x^*, t) = 0$$

*A contrario*, le point  $x^*$  sera appelé **point régulier** du système 3.1.1 si ce n'est pas un point d'équilibre de ce système, autrement dit si :

$$\exists t \in \mathbb{R}^+, f(x^*, t) \neq 0$$

**Exemple.** Reprenons, encore une fois, l'exemple du pendule pesant symbolisé par la figure 3.1.1. Les points d'équilibre sont les points  $(\theta, \omega)$  pour lesquels on a simultanément :

$$\frac{d\theta}{dt} = 0 \qquad \frac{d\omega}{dt} = 0$$

C'est-à-dire tous les points s'écrivant  $(k\pi, 0)$ , avec  $k \in \mathbb{Z}$ . Par exemple, on peut vérifier que le point  $(-\frac{\pi}{2}, 0)$  est ainsi un point régulier du système dynamique du pendule pesant, car :

$$-\frac{g}{L} \sin\left(-\frac{\pi}{2}\right) = \frac{g}{L} \neq 0$$

Ce même exemple va nous permettre de motiver la définition suivante. Le but sera désormais de classifier les points d'équilibres. En reprenant la figure 3.1.1, nous voyons très bien que :

- En inclinant le pendule d'un angle nul, il restera dans cette même position<sup>2</sup>.
- En inclinant le pendule d'un angle  $\theta = \pi$ , il est peu probable<sup>3</sup> que le pendule reste indéfiniment dans cette position.

C'est pourquoi nous nous devons d'introduire la notion de *stabilité d'un équilibre*.

**Définition** (stabilité d'un équilibre). Un équilibre  $x^*$  de 3.1.1 est dit :

- **stable** si pour tout écart  $\varepsilon > 0$ , il va exister un autre écart  $\eta > 0$ , tel que pour tout jeu de conditions initiales fixées  $(t_0, x_0) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ , on a :  

$$\|x_0 - x^*\|_{\mathbb{R}^n} < \eta \Rightarrow \forall t > t_0, \|x(t) - x^*\|_{\mathbb{R}^n} < \varepsilon$$
- **instable** s'il n'est pas stable.

Dans la lignée des motivations imagées, la notion d'*équilibre attractif* est assez intuitive. Dans le cadre du pendule pesant, nous voyons par exemple qu'en inclinant le pendule d'un angle  $\theta \in ]-\frac{\pi}{6}, \frac{\pi}{6}[$  par rapport à la verticale, celui-ci va être mis en mouvement jusqu'à atteindre l'équilibre  $\theta_0 = 0$ .

**Définition** (équilibre attractif). Un équilibre  $x^*$  est dit **attractif** s'il existe un ouvert  $\mathcal{B}$  appelé « bassin d'attraction », tel que  $x^* \in \mathcal{B}$  et pour tout  $(t_0, x_0) \in \mathbb{R} \times \mathcal{B}$ , la solution de 3.1.1 vérifie :

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

A *contrario*, un équilibre  $x^*$  est dit **répulsif** s'il est attractif pour le système « miroir » :

$$\dot{x} = -f(x, t)$$

---

2. Bien entendu, à moins d'une intervention extérieure (humaine par exemple), ce que nous rejetons ici.

3. Euphémisme : ceci est tout aussi « probable » que de tomber sur la tranche en lançant une pièce équilibrée.

D'autres adjectifs peuvent encore qualifier les équilibres.

**Définition** (équilibre asymptotiquement stable). Un équilibre  $x^*$  est dit **asymptotiquement stable** s'il est stable et si l'on peut choisir  $\alpha > 0$  tel que :

$$\|x(0) - x^*\| < \alpha \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$$

**Définition** (équilibre exponentiellement stable). Un équilibre  $x^*$  est dit **exponentiellement stable** s'il existe  $\alpha > 0$ ,  $M > 0$  et  $\omega > 0$  tels que pour toute solution  $t \mapsto x(t)$ , on ait :

$$\|x(0) - x^*\| < \alpha \Rightarrow \forall t \in \mathbb{R}^+, \|x(t) - x^*\| \leq M \exp(-\omega t) \|x(0)\|$$

**Définition** (équilibres globalement stables). Un équilibre  $x^*$  est dit **globalement asymptotiquement** (resp. **exponentiellement**) **stable** si la condition de stabilité asymptotique (resp. exponentielle) est vérifiée sur  $\mathbb{R}^n$ .

**Définition** (équilibre hyperbolique). Un équilibre  $x^*$  est dit **hyperbolique** du système  $\dot{x} = f(x)$  de classe  $\mathcal{C}^1$  si les valeurs propres de la matrice jacobienne de  $f$  évaluée en  $x^*$  ne sont pas à partie réelle nulle.

Toutes ces définitions seront utiles par la suite. Elles permettent une analyse quantitative ou qualitative d'un système dynamique, qui nous permettront de pouvoir appréhender, entre autres, son comportement avec le temps.

### 4.3 Propriétés locales et globales d'un système dynamique.

La notion d'*invariance* est utile en mathématiques : l'invariance d'une courbe paramétrée par changement de variables en est un exemple, ou encore la stabilité d'un ensemble par un endomorphisme en algèbre linéaire. La définition suivante vient compléter cette liste non exhaustive, pour les systèmes dynamiques.

**Définition** (domaine invariant). Soit  $\Gamma$  un sous-ensemble de  $\mathbb{R}^n$ .  $\Gamma$  est un **domaine invariant** si pour toutes conditions initiales prises dans  $\Gamma$ , la solution du système différentiel 3.1.1 reste dans  $\Gamma$ . Autrement dit :

$$\forall x_0 \in \Gamma, [x(0) = x_0 \Rightarrow \forall t \in \mathbb{R}, x(t) \in \Gamma]$$

On dira que  $\Gamma$  est un **domaine positivement invariant** si la même condition est vérifiée pour tout  $t \in \mathbb{R}^+$ .

D'autres notions, plus imagées, viennent compléter l'analyse des systèmes dynamiques. En voici une liste, non exhaustive.

**Définition** (fonction de Liapunov<sup>4</sup>). Soit  $x^*$  un équilibre du système  $\dot{x} = f(x)$ , défini sur un ouvert  $\mathcal{U} \subset \mathbb{R}^n$ , de classe  $\mathcal{C}^1$ . Une **fonction de Liapunov** est une fonction  $F$  astreinte à vérifier les propriétés suivantes :

- $F$  est définie, continue dans un voisinage  $\mathcal{V}$  de  $x_0$ , à valeurs dans  $\mathbb{R}$ .
- $F$  admet un minimum strict en  $x_0$ , i.e.  $\forall x \in \mathcal{V} - \{x_0\}, F(x) > F(x_0)$ .
- $F$  est différentiable sur  $\mathcal{V} - \{x_0\}$ , de dérivée temporelle négative, i.e. :

$$\forall x \in \mathcal{V} - \{x_0\}, \dot{F} = \nabla F \cdot f \leq 0$$

Nous retiendrons, sous réserve de l'existence d'une fonction de Liapunov, le théorème suivant, caractérisant la stabilité d'un équilibre.

**Théorème** (Liapunov). *S'il existe une fonction de Liapunov  $F$  dans un voisinage de  $x_0$ , équilibre du système  $\dot{x} = f(x)$ , défini sur  $\mathcal{U} \subset \mathbb{R}^n$ , de classe  $\mathcal{C}^1$ , alors  $x_0$  est un équilibre stable du système. Si, de plus, la dérivée temporelle est strictement négative hors de  $x_0$ , alors  $x_0$  est un équilibre asymptotiquement stable.*

**Exemple.** Considérons le système linéaire suivant sur  $\Omega = \mathbb{R}^2$  :

$$\dot{x} = - \begin{pmatrix} 1 & \gamma \\ -\gamma & 1 \end{pmatrix} x$$

La fonction  $F$  définie sur  $\Omega$  par  $F(x) := \|x\|^2$  est une fonction de Liapunov du système précédent.

---

4. Alexandre Liapunov (ou Lyapunov dans la littérature anglo-saxonne), mathématicien russe (1857-1918). Outre un apport considérable à la théorie des probabilités, Liapunov a dédié la majeure partie de sa carrière aux problèmes de stabilité, grâce à l'apport de notions modernes et efficaces simplifiant l'analyse des systèmes dynamiques.

En effet :

- $F$  est clairement définie et continue sur  $\Omega$  qui est un voisinage de  $0_{\mathbb{R}^2}$ .
- $F$  admet un minimum strict en  $0_{\mathbb{R}^2}$ .
- $F$  est différentiable sur  $\Omega - \{0_{\mathbb{R}^2}\}$ , et pour tout  $x \neq 0_{\mathbb{R}^2}$ ,

$$\nabla F \cdot f = -2(x_1^2 + x_2^2) < 0$$

d'où  $\dot{F} < 0$ .

Et il s'ensuit que  $0_{\mathbb{R}^2}$  est un équilibre asymptotique du système dynamique linéaire précédent.

*Remarque.* Malheureusement, la recherche d'une fonction de Liapunov peut devenir rapidement difficile, voire impossible.

Les énoncés précédents étaient principalement consacrés aux propriétés locales d'un système dynamique. Définissons maintenant certaines notions liées aux caractéristiques globales d'un système dynamique.

Commençons par la définition d'*ensemble  $\omega$ -limite*.

**Définition** (ensemble  $\omega$ -limite). Considérons un système dynamique localement lipschitzien sur  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ , et  $x \in \Omega$ . On appelle **ensemble  $\omega$ -limite**<sup>5</sup> de  $x$  l'ensemble défini par l'une des caractérisations équivalentes suivantes :

$$\begin{aligned} \omega(x) : &= \bigcap_{t \geq 0} \overline{\{\phi(s, x), s \geq t\}} \\ &= \left\{ y \in \Omega, \exists (t_n)_{n \in \mathbb{N}} \in \mathbb{R}^{\mathbb{N}}, \lim_{n \rightarrow +\infty} t_n = +\infty, \lim_{n \rightarrow +\infty} \phi(t_n, x) = y \right\} \end{aligned}$$

**Définition** (ensemble  $\alpha$ -limite). Considérons un système dynamique localement lipschitzien sur  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ , et  $x \in \Omega$ . On appelle **ensemble  $\alpha$ -limite** de  $x$  l'ensemble défini par l'une des caractérisations équivalentes suivantes :

$$\begin{aligned} \alpha(x) : &= \bigcap_{t \leq 0} \overline{\{\phi(s, x), s \leq t\}} \\ &= \left\{ y \in \Omega, \exists (t_n)_{n \in \mathbb{N}} \in \mathbb{R}^{\mathbb{N}}, \lim_{n \rightarrow +\infty} t_n = -\infty, \lim_{n \rightarrow +\infty} \phi(t_n, x) = y \right\} \end{aligned}$$

---

5. L'origine de ce terme est la suivante : la première lettre de l'alphabet grec,  $\alpha$ , et la dernière,  $\omega$ , sont employées pour désigner le début et la fin de toutes choses.

*« Je suis l'alpha et l'omega, dit le Seigneur Dieu qui est, qui était et qui vient, le tout-puissant... Je suis l'alpha et l'omega, le premier et le dernier, le commencement et la fin ».* Apocalypse de Jean, I. 8 et XXII. 13.

Un autre type de propriété globale d'un système dynamique concerne la présence (ou l'absence) d'*orbites périodiques*. C'est la notion que nous allons introduire dès à présent.

**Définition** (orbite périodique). Considérons une trajectoire  $t \mapsto x(t)$ , définie pour tout  $t \in \mathbb{R}$ . On dit que c'est une **trajectoire périodique**, un **cycle** ou une **orbite périodique**, s'il existe  $T \in \mathbb{R}^+$  tel que :

$$\forall t \in \mathbb{R}, x(t+T) = x(t)$$

Le plus petit réel positif  $T$ , tel que cette assertion est vérifiée, est appelé **période de l'orbite**, et est noté  $\tau$ .

Un théorème fondamental permettant d'assurer la non-existence d'orbites périodiques pour un système dynamique du plan est le critère suivant.

**Théorème** (Critère de Dulac-Bendixson). *Considérons le système dynamique autonome du plan suivant :*

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = g(x, y) \end{cases}$$

*Supposons qu'il existe une fonction  $\varphi$  dépendante de  $x$  et  $y$ , de classe  $\mathcal{C}^1$ , telle que :*

$$\frac{\partial(\varphi f)}{\partial x} + \frac{\partial(\varphi g)}{\partial y}$$

*soit presque partout de même signe sur un domaine simplement connexe  $\mathcal{D}$  du plan. Alors il n'existe pas d'orbites périodiques contenues dans  $\mathcal{D}$ .*

*Idée de la preuve.* Sans pertes de généralités, supposons que, sur  $\mathcal{D}$  :

$$\frac{\partial(\varphi f)}{\partial x} + \frac{\partial(\varphi g)}{\partial y} > 0$$

Ce critère peut se prouver par l'absurde. L'application du théorème de Green-Ostrogradski sur une trajectoire fermée  $\mathcal{T}$  du système autonome dans  $\mathcal{D}$  donne :

$$\int \int_{\mathcal{D}} \left( \frac{\partial(\varphi f)}{\partial x} + \frac{\partial(\varphi g)}{\partial y} \right) dx dy = 0$$

D'où la contradiction. □







Troisième partie

Étude du chémostat à une  
espèce.



## Chapitre 5

# Présentation du système différentiel.

### 5.1 Guide des notations employées.

Désormais, et jusqu'à la fin de ce mémoire, nous emploierons les notations suivantes :

Notation	Signification
$S$	Quantité de substrat présente dans le chémostat à l'instant $t$ .
$S_{in}$	Concentration en nutriments relevée à l'entrée du chémostat.
$X_i$	Quantité relevée de l'espèce $i$ au sein du chémostat.
$\mu_i$	Expression de la cinétique relative à l'espèce $i$ .
$D$	Facteur de dilution (défini comme le rapport de l'écoulement de fluide à travers le volume de culture).

Toutes les quantités précédemment citées sont, bien entendu, positives d'un point de vue biologique. Une fois le système différentiel établi, nous devons vérifier que  $S$  et  $X_i$  sont bien positives d'un point de vue mathématique.

Dans le cadre de ce mémoire, la cinétique  $\mu_i$  relative à l'espèce  $i$  doit être une fonction astreinte à être *a minima* monotone et vérifiant  $\mu_i(0) = 0$ . Soulignons que nous avons déjà cité plusieurs types de cinétiques dans la partie introductive, dont la cinétique de type Monod : c'est celle-ci que nous emploierons fréquemment.

## 5.2 Expression du système différentiel du chémostat.

Les équations régissant l'évolution d'une espèce et du substrat sont données par le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\mu(S)X + D(t)(S_{in} - S) \\ \dot{X} &= \mu(S)X - D(t)X \end{cases} \quad (5.2.1)$$

Nous avons fait le choix de ne pas indiquer les dépendances en temps pour les quantités  $S$  et  $X$  afin de ne pas alourdir l'écriture du système différentiel.

*Remarque.* Ici, le lecteur pourra remarquer qu'au travers de cette modélisation, il apparaît dans chaque équation un terme d'ordre biologique (respectivement, physique), correspondant à la première (respectivement, deuxième) colonne.

*Remarque.* Nous avons fait le choix d'un rendement égal à 1, *i.e.* maximal. Nous ne perdons pas de généralités, puisque nous pouvons toujours nous ramener à un tel système, via un changement de variables<sup>1</sup>.

**Fait.** Le lecteur pourra se convaincre qu'avec un taux de dilution identiquement nul ( $D \equiv 0$ ), on retrouve l'expression évoquée en partie 1<sup>2</sup> :

$$\dot{X} = \mu(S)X$$

**Fait.** D'une façon plus générale, les équations du chémostat à  $n$  espèces s'obtiennent :

- en dupliquant l'équation en  $X$  pour les autres  $X_i$ .
- en enlevant  $n$  termes en  $\mu_i(S)X_i$  ( $i \in \{1, \dots, n\}$ ) à la première équation.

---

1. D'ailleurs, dans la littérature, il est assez fréquent d'adimensionnaliser la totalité du système en faisant de multiples changements de variables. Nous n'avons pas décidé de suivre cette technique qui, selon nous, perd trop d'informations quant au côté biologique et mathématique du système.

2. C'est l'équation 1.2.2, dont la proportionnalité a été corrigée par une cinétique  $\mu(S)$ .





## Chapitre 6

# Chémostat à une espèce et analyse des trajectoires.

Reprenons le système différentiel 5.2.1. Nous supposons, sauf mention contraire, que le taux de dilution  $D$  est une fonction constante du temps. Nous avons ainsi :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\mu(S)X + D(S_{in} - S) \\ \dot{X} &= \mu(S)X - DX \end{cases}$$

Cette partie sera uniquement consacrée à l'exposition de plusieurs remarques simplificatrices : volontairement, nous ne détaillerons pas toutes les idées présentées ici, qui seront davantage développées dans la partie suivante.

### 6.1 Le paramètre « *break-even concentration* ».

Supposons que l'espèce  $X$  est présente ( $X \neq 0$ ). La deuxième équation de 5.2.1 nous indique que l'isocline<sup>1</sup>  $\dot{X} = 0$  est caractérisée par  $\mu(S) = D$ .

Si la cinétique choisie est de type « Monod », cela est équivalent à affirmer que l'isocline  $\dot{X} = 0$  est caractérisée par la droite :

$$S = \frac{KD}{\mu_{max} - D}$$

---

1. Des *isoclines* sont des séries de courbes ayant « même pente » (ici, une « pente » nulle).



**Définition.** Dans le cadre d'une cinétique de type « Monod », on appelle *break-even concentration*, que l'on note habituellement  $\lambda$ , la quantité suivante :

$$\lambda := \frac{KD}{\mu_{max} - D}$$

sous réserve que  $D < \mu_{max}$ . On peut également la caractériser comme la plus petite valeur possible de  $S$  vérifiant  $\dot{X} = 0$ .

La méthode pour trouver graphiquement la *break-even concentration* est relativement simple : puisque  $\lambda = \mu^{-1}(D)$  dans le cas où  $D$  est constant, il suffit de tracer la courbe représentative de  $\mu$  ainsi que la droite horizontale de cote  $D$  :

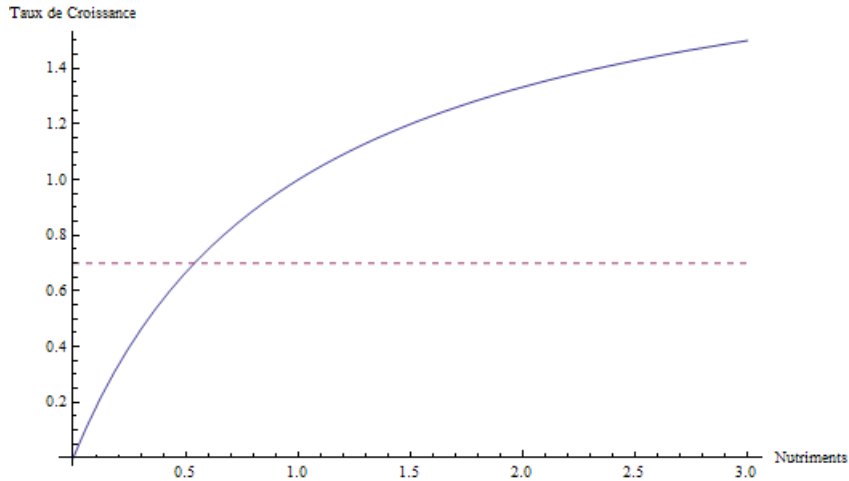


FIGURE 6.1.1 – Recherche graphique de la *break-even concentration*.

Sur la figure 6.1.1, il est clair que les deux courbes s'intersectent en un point, dont l'abscisse va donner la *break-even concentration* cherchée.

*Remarque.* Nous pouvons supposer la simple monotonie de  $\mu$ , éventuellement sa continuité. Dans tous les cas, l'expression  $\lambda = \mu^{-1}(D)$  peut ne pas avoir de sens. Dans le cadre d'une cinétique de Monod, on peut voir assez facilement que si  $\mu_{max} < D$ , la valeur de  $\lambda$  ne peut pas être donnée par  $\lambda = \mu^{-1}(D)$ .

## 6.2 Brève étude : comportement qualitatif de l'équation de croissance.

En sommant ses deux équations constitutives du système 5.2.1, on a :

$$\left(\dot{S} + \dot{X}\right) + D(S + X) = DS_{in}$$

Il s'ensuit que  $S + X$  est une fonction exponentielle de limite égale à  $S_{in}$ . On peut donc conclure que l'ensemble  $\omega$ -limite du système doit être inclus dans l'ensemble défini par  $S + X = S_{in}$ , et que les trajectoires de cet ensemble  $\omega$ -limite doivent vérifier :

$$\dot{X} = X \left( \frac{\mu_{max}(S_{in} - X)}{K + S_{in} - X} - D \right)$$

qui peut se réécrire, en faisant intervenir la *break-even concentration*,

$$\dot{X} = X \left( \frac{\mu_{max} - D}{K + S_{in} - X} \right) (S_{in} - \lambda - X) \quad (6.2.1)$$

D'ores et déjà, on peut étudier le comportement qualitatif de  $X$  selon certaines conditions grâce à l'analyse de l'équation de croissance 6.2.1 :

- Si  $\mu_{max} < D$ , l'organisme est lessivé avant d'atteindre son taux de croissance optimal. Il n'est donc pas surprenant de s'attendre à ce que :

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

- Si  $\lambda \geq S_{in}$ , il n'y a pas assez de nutriments pour que l'organisme puisse survivre, on a également :

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

- Si  $\lambda < S_{in}$  et  $\mu_{max} > D$ , on a :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = S_{in} - \lambda \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) = \lambda$$

**Fait.** Dans le dernier cas, la preuve de la convergence asymptotique de  $X$  vers  $S_{in} - \lambda$  s'étend des fonctions de Monod à toute fonction croissante telle que  $\lambda < S_{in}$ .

### 6.3 Brève étude : équilibres et portraits de phases.

Étudions brièvement les équilibres de ce système :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\mu(S)X + D(S_{in} - S) \\ \dot{X} &= \mu(S)X - DX \end{cases}$$

**Lemme.** *Il y a au moins un, et au plus deux équilibres pour le système du chémostat à une espèce :*

- *L'équilibre « de lessivage »  $(S_{in}, 0)$ , qui existe tout le temps <sup>a</sup>.*
- *L'équilibre « de survie »  $(S^*, S_{in} - S^*)$ , avec  $S^* = \mu^{-1}(D)$ , qui existe sous réserve de définition de l'expression précédente.*

*a. C'est ce qui est curieux : l'équilibre de survie est complètement indépendant des conditions initiales pour  $S$  et  $X$ . Ainsi, le système des équations du chémostat « oublie » ces conditions initiales.*

La remarque précédente est importante : le portrait de phase suivant présente un système, où seul l'équilibre de lessivage existe, et est attractif.

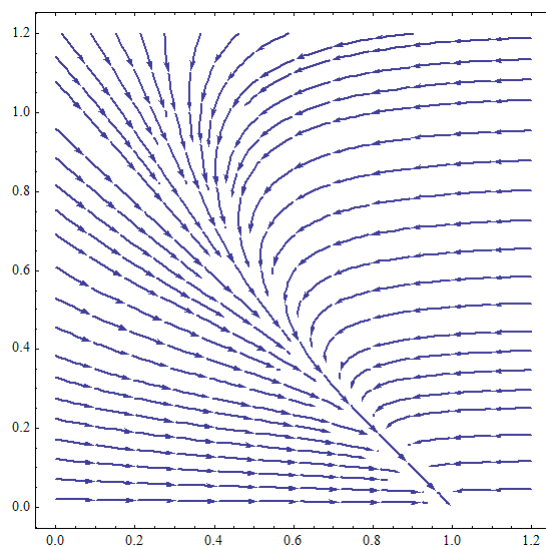


FIGURE 6.3.1 – Portrait de phase : l'équilibre de survie n'existe pas.

Dans ce second portrait de phase, les deux équilibres existent bien. Nous pouvons constater l'attractivité de l'équilibre de survie, et la répulsivité de l'équilibre de lessivage.

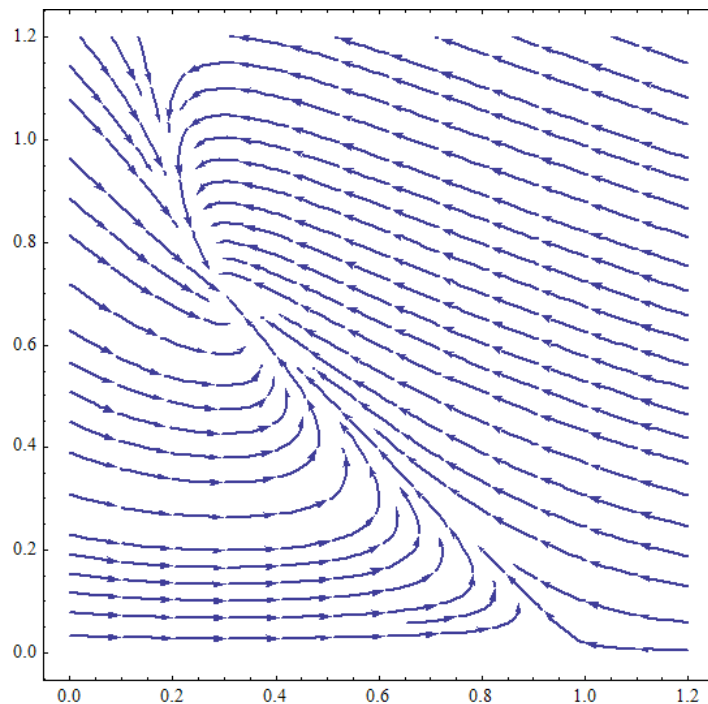


FIGURE 6.3.2 – Portrait de phase : l'équilibre de survie existe.

Pour faire ces simulations, nous avons simplement utilisé Mathematica <sup>®</sup> pour tracer le champ de vecteurs associé au système suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{2S}{0.3+S} X + D(1-S) \\ \dot{X} &= \frac{2S}{0.3+S} X - DX \end{cases}$$

où nous avons juste joué sur le paramètre de dilution. Nous l'avons pris constant <sup>2</sup> dans les deux simulations, avec une valeur égale à 1.65 (resp. 1) dans le premier (resp. second) portrait de phase.

---

2. Par rapport au temps.

Il convient de prouver que, dans le cas particulier d'une cinétique de Monod où  $\mu_{max} < D$ , le lessivage constitue un équilibre globalement asymptotiquement stable. C'est ce que nous faisons dès à présent.

**Lemme.** *Plaçons-nous dans le cadre du chémostat à une espèce dont la cinétique  $\mu$  suit un modèle de Monod, et supposons de plus que  $\mu_{max} < D$ . L'équilibre de lessivage  $(S_{in}, 0)$  est le seul équilibre du système 5.2.1. Il est, de plus, globalement asymptotiquement stable, c'est-à-dire que pour toutes conditions initiales :*

$$(S(t), X(t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} (S_{in}, 0)$$

*Démonstration.* Nous avons déjà vu que l'équilibre de lessivage est le seul équilibre du système différentiel 5.2.1 dès lors que l'expression  $\mu^{-1}(D)$  n'est pas définie.

De plus, nous savons que :

$$\dot{X} = (\mu(S) - D) X \leq (\mu_{max} - D) X$$

et nous avons supposé que  $\mu_{max} < D$ . Il s'ensuit que pour toute condition initiale,  $X(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0$ .

Enfin, nous avons déjà vu que  $S + X$  était une fonction exponentiellement décroissante de limite égale à  $S_{in}$ . Pour toute condition initiale, on aura donc  $S(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} S_{in}$ .  $\square$

Donnons maintenant une preuve alternative, plus complexe.

*Démonstration.* Cherchons les caractéristiques des isoclines de pente nulle du système différentiel 5.2.1 du chémostat à une espèce. On obtient que :

$$\dot{X} = 0 \iff \begin{cases} X = 0 \\ \text{ou} \\ \mu(S) = D \end{cases}$$

Puisque l'on a supposé que  $\mu_{max} < D$ , alors  $\frac{D}{\mu_{max}} > 1$ .

Or, il est facile de voir que  $\text{Im}(\zeta) \subset [0, 1]$ , en posant :

$$\begin{aligned} \zeta : \mathbb{R}^+ &\longrightarrow [0, 1] \\ S &\longmapsto \frac{1}{\mu_{max}} \mu(S) = \frac{S}{K + S} \end{aligned}$$

et il n'existe donc pas de  $\tilde{S} \in \mathbb{R}^+$  tel que  $\zeta(\tilde{S}) = \frac{D}{\mu_{max}}$ .

La seule isocline de  $\dot{X} = 0$  est donc  $X = 0$ . Cherchons maintenant l'isocline de  $\dot{S} = 0$ , compte tenu du fait que  $X = 0$ , on a donc obligatoirement :

$$S = S_{in}$$

de sorte que le seul équilibre du système 5.2.1 est  $(S_{in}, 0)$ . Montrons maintenant qu'il est globalement asymptotiquement stable.

Pour tout  $S \in \mathbb{R}^+$ , on a  $\zeta(S) \leq 1$ . Ce qui nous permet d'écrire :

$$\dot{X} = (\mu(S) - D) X = (\mu_{max} \zeta(S) - D) X \leq (\mu_{max} - D) X$$

L'intégration de l'inéquation différentielle précédente donne ainsi :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, X(t) \leq X(0) \exp((\mu_{max} - D)t) \quad (6.3.1)$$

et, puisque  $\mu_{max} < D$  (par hypothèse), il s'ensuit que :

$$X(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0$$

et il ne reste plus qu'à étudier le comportement asymptotique de  $S$ .

Une façon de procéder est d'utiliser la méthode de la variation de la constante, au sens des équations différentielles. C'est ce que nous allons faire : posons ici  $U(t) := S_{in} - S(t)$ . Ainsi, l'équation :

$$\dot{S} = -\mu_{max} \zeta(S) X + D(S_{in} - S)$$

se transforme trivialement en :

$$-\dot{U} = -\mu_{max} \zeta(S_{in} - U) X + DU$$

que l'on peut encore réécrire en :

$$\dot{U} + DU = \mu_{max} \zeta(S) X \quad (6.3.2)$$

La résolution de l'équation homogène associée à 6.3.2 nous donne la solution homogène suivante, que l'on notera temporairement  $U_p$  :

$$U_p(t) = \kappa \exp(-Dt)$$

où  $\kappa$  est une constante arbitraire. La méthode de la variation de la constante nous permet de considérer la fonction suivante :

$$\tilde{U}(t) := \kappa(t) \exp(-Dt)$$

Partant du principe que  $\tilde{U}$  est solution de l'équation différentielle 6.3.2, il s'ensuit que :

$$\dot{\kappa}(t) \exp(-Dt) = \mu_{max} \zeta(S) X$$

Il ne reste plus qu'à intégrer  $\kappa$  :

$$\kappa(t) = \mu_{max} \int_0^t \exp(D\tau) \zeta(S(\tau)) X(\tau) d\tau$$

ce qui donne donc :

$$\tilde{U}(t) = \mu_{max} \int_0^t \exp(-D(t-\tau)) \zeta(S(\tau)) X(\tau) d\tau$$

Compte tenu des remarques précédentes, l'équation suivante est licite :

$$S(t) - S_{in} = \exp(-Dt) (S(0) - S_{in}) - \mu_{max} \int_0^t \exp(-D(t-\tau)) \zeta(S(\tau)) X(\tau) d\tau$$

De plus, on sait que  $\zeta$  est majorée par 1 et, en utilisant l'inéquation 6.3.1, on peut majorer l'intégrale présente dans l'égalité précédente :

$$\begin{aligned} \left| \int_0^t \exp(-D(t-\tau)) \zeta(S(\tau)) X(\tau) d\tau \right| &\leq \left( \int_0^t \exp(\mu_{max}\tau - Dt) d\tau \right) X(0) \\ &= \frac{X(0)}{\mu_{max}} (\exp((\mu_{max} - D)t) - \exp(-Dt)) \end{aligned}$$

de sorte que :

$$\begin{aligned} |S(t) - S_{in}| &\leq X(0) \exp((\mu_{max} - D)t) + \exp(-Dt) (|S(0) - S_{in}| - 1) \\ &\leq X(0) \exp((\mu_{max} - D)t) + O(\exp(-Dt)) \end{aligned}$$

où la notation  $O(\cdot)$  désigne la notation de Landau associée à la domination d'une fonction par une autre au voisinage de l'infini.

Il s'ensuit donc que  $S(t) \rightarrow S_{in}$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$ , et que ces résultats restent valables pour n'importe quel jeu de conditions initiales positives, ce qui démontre la globale stabilité de l'équilibre de lessivage sous ces conditions.  $\square$

Dans le cas où l'on n'a pas  $\mu_{max} < D$ , le lessivage et l'équilibre de survie existent tous deux. Le lessivage est un équilibre répulsif et l'équilibre de survie est un équilibre globalement asymptotiquement stable sur  $\mathbb{R}_*^+$  : c'est ce que nous allons prouver.

**Lemme.** *Plaçons-nous dans le cadre du chémostat à une espèce dont la cinétique  $\mu$  suit un modèle de Monod, et supposons de plus que  $\mu_{max} \geq D$ . L'équilibre de survie  $(\lambda, S_{in} - \lambda)$  est un équilibre globalement asymptotiquement stable sur  $\mathbb{R}_*^+$ , c'est-à-dire que pour toutes conditions initiales prises dans  $\mathbb{R}_*^+$  :*

$$(S(t), X(t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} (\lambda, S_{in} - \lambda)$$

*Démonstration.* Nous utilisons<sup>3</sup> le résultat suivant, que nous avons prouvé dans la section 9.1 :

$$\forall \varepsilon > 0, \exists T > 0, \forall t > T, \begin{cases} \forall x > S_{in} - \lambda + \varepsilon, & \dot{X} < 0 \\ \forall x < S_{in} - \lambda - \varepsilon, & \dot{X} > 0 \end{cases}$$

Il s'ensuit qu'en temps infini,

$$Im(X) \subseteq [S_{in} - \lambda - \varepsilon, S_{in} - \lambda + \varepsilon]$$

Ceci étant valable pour tout  $\varepsilon > 0$ , on en déduit que :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = S_{in} - \lambda$$

Enfin, étant donné que  $S+X$  est une fonction exponentiellement décroissante tendant vers  $S_{in}$ , on en déduit simplement que  $S$  converge vers  $\lambda$ , ce qui achève la preuve.  $\square$

## 6.4 Diagramme opératoire : survie ou lessivage ?

Dans cette section, supposons que la cinétique suivie par l'espèce est de type « Monod ».

---

3. Nous nous sommes permis d'utiliser ce résultat, sans en expliciter la preuve. En effet, la preuve est plutôt longue, et plus intéressante dans le cadre de deux espèces.



Si, pour l'espèce microbienne, la quantité entrante de substrat est suffisante à sa croissance :

$$\mu(S_{in}) := \frac{\mu_{max} S_{in}}{K_S + S_{in}} > D$$

alors, l'espèce microbienne survit, c'est-à-dire :

$$X(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} S_{in} - \lambda$$

Dans le cas contraire, on assiste à un phénomène de lessivage, c'est-à-dire :

$$X(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0$$

On peut résumer ces informations sur le diagramme opératoire 6.4.1, qui indique si l'organisme va survivre ou être lessivé, selon les paramètres  $D$  et  $S_{in}$ .

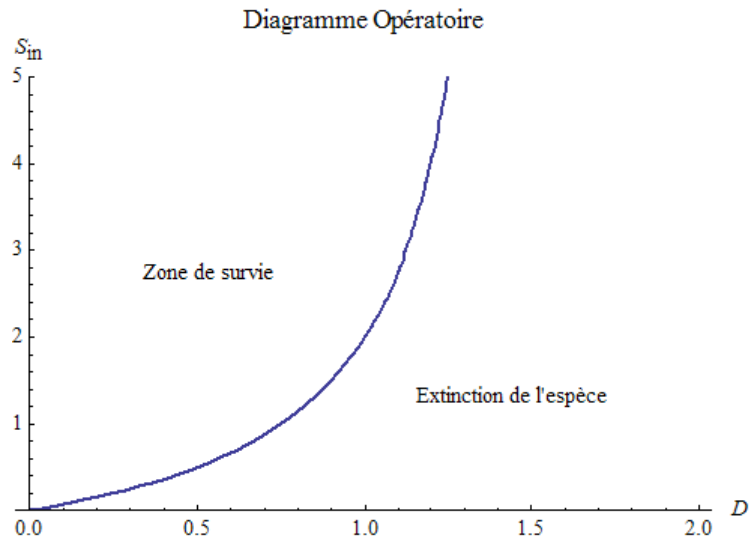


FIGURE 6.4.1 – Diagramme opératoire « survie - extinction ».

La frontière entre la survie et le lessivage est donnée par :

$$S_{in} = \frac{KD}{\mu_{max} - D}$$





## Quatrième partie

# Étude du chémostat à deux espèces : compétition dans le chémostat.



## Chapitre 7

# Cinétique de Monod et étude des courbes de croissances.

Dans ce chapitre, nous ferons l'hypothèse que la cinétique suivie par les deux espèces est de type « Monod ». Pour rappel, une telle cinétique est de la forme :

$$\mu_i(S) = \frac{\mu_{max_i} S}{K_{S_i} + S}$$

où, pour  $i \in \{1, 2\}$ ,  $\mu_{max_i}$  et  $K_{S_i}$  sont des constantes positives intrinsèques à chaque espèce  $i$ .

### 7.1 Cinétique de Monod : intersections des courbes de croissance.

Étudions brièvement les conditions mathématiques régissant les intersections des courbes de croissance entre elles. Il est clair que si  $S = 0$ , alors  $\mu_1(S) = \mu_2(S) = 0$ . Cherchons maintenant une autre intersection non triviale : supposons maintenant l'existence d'un autre point d'intersection,  $S \neq 0$ . On a alors :

$$\begin{aligned} \mu_1(S) = \mu_2(S) & \iff \frac{\mu_{max_1} S}{K_{S_1} + S} = \frac{\mu_{max_2} S}{K_{S_2} + S} \\ & \stackrel{S \neq 0}{\iff} \frac{\mu_{max_1}}{K_{S_1} + S} = \frac{\mu_{max_2}}{K_{S_2} + S} \\ & \iff \mu_{max_1} K_2 - \mu_{max_2} K_1 = S \times (\mu_{max_2} - \mu_{max_1}) \\ & \stackrel{\mu_{max_1} \neq \mu_{max_2}}{\iff} S = \frac{\mu_{max_1}}{\mu_{max_2} - \mu_{max_1}} K_2 - \frac{\mu_{max_2}}{\mu_{max_2} - \mu_{max_1}} K_1 \end{aligned}$$

Dans cette dernière étape, nous avons supposé que les deux quantités  $\mu_{max_i}$  étaient différentes. Une vérification rapide prouve que si ces quantités étaient égales, alors les deux cinétiques  $\mu_i$  sont rigoureusement partout identiques, ce qui n'est pas un cas intéressant pour notre étude.

Nous noterons donc :

$$S^* = \frac{\mu_{max_1}}{\mu_{max_2} - \mu_{max_1}} K_2 - \frac{\mu_{max_2}}{\mu_{max_2} - \mu_{max_1}} K_1$$

et nous poserons  $D^* = \mu_1(S^*) = \mu_2(S^*)$ .

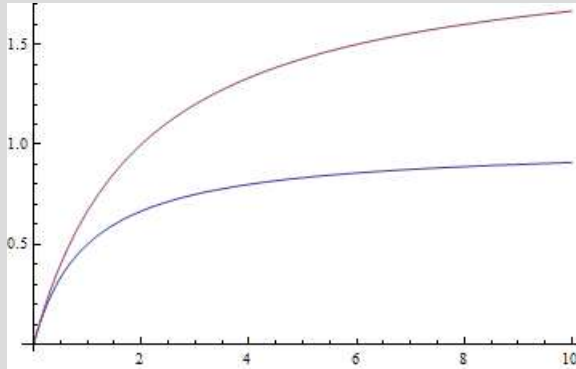
Remarquons que, dans le cas de l'existence d'une intersection non triviale, l'espèce ayant la plus grande cinétique de saturation  $\mu_{max_i}$  (ou encore la plus petite *break-even concentration*  $\lambda_i$ ) prédomine pour  $S > S^*$ .

Notons que  $S = 0$  est le seul point d'intersection des deux courbes si et seulement si :

$$\frac{\mu_{max_2}}{\mu_{max_1}} = \frac{K_2}{K_1}$$

Résumons l'ensemble de nos résultats sous les lemmes suivants.

**Lemme.** Si  $\mu_{max_1} = \mu_{max_2}$ , ou si  $\frac{\mu_{max_2}}{\mu_{max_1}} = \frac{K_2}{K_1}$ , les deux courbes de croissances ne s'intersectent qu'en l'intersection triviale  $(0, 0)$ .



Venons maintenant au cas de la présence d'une intersection non triviale.

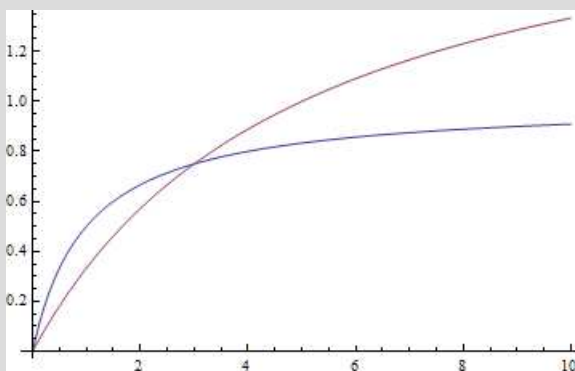
Nous verrons, par la suite, que ce cas est important : en faisant varier le taux de dilution  $D$  dans un voisinage d'une certaine valeur  $D^*$ , nous pourrions ainsi obtenir des résultats assez surprenants quant à l'espèce qui va remporter la compétition.

**Lemme.** Si  $\mu_{max1} \neq \mu_{max2}$  et si  $K_1 \neq K_2$ , les deux courbes de croissances s'intersectent en  $(0, 0)$  et  $(S^*, D^*)$ , en posant :

$$S^* = \frac{\mu_{max1}}{\mu_{max2} - \mu_{max1}} K_2 - \frac{\mu_{max2}}{\mu_{max2} - \mu_{max1}} K_1$$

et :

$$D^* = \mu_1(S^*) = \mu_2(S^*)$$



## 7.2 Vous avez dit « *break-even concentration* » ?

Cette courte partie est dédiée à l'exposé d'un résultat dû à Hsu, Hubbell et Waltman, qui ont prouvé une proposition intéressante en 1977, faisant appel aux *break-even concentration*.

Elle prédit quelle espèce<sup>1</sup> va emporter la compétition, juste en comparant leurs différentes *break-even concentration*.

La preuve dépasse le cadre de ce mémoire, et c'est pourquoi nous renvoyons le lecteur intéressé à [Hsu77].

---

1. Rappelons que l'absence de pluriel sur ces deux mots provient du principe d'exclusion compétitive.



**Proposition** ([Han80]). *Considérons  $n$  espèces en compétition dans un chémostat. Supposons, quitte à renuméroter les espèces, que leurs break-even concentration sont ainsi ordonnées :*

$$\lambda_1 < \dots < \lambda_n$$

Alors :

— Si  $\lambda_1 > S_{in}$ , on assiste à un lessivage total. Cela se traduit par :

$$\begin{aligned} \forall i \in \{1, \dots, n\} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) &= 0 \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) &= S_{in} \end{aligned}$$

— Si  $\lambda_1 < S_{in}$ , seule l'espèce numéro 1 survit. Cela se traduit par :

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow +\infty} X_1(t) &= S_{in} - \lambda_1 \\ \forall i \in \{2, \dots, n\} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) &= 0 \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) &= \lambda_1 \end{aligned}$$

*Remarque.* Ce résultat n'est énoncé que pour des cinétiques de type Monod et la preuve de cette proposition met en place une fonction de Liapunov spécifique. La construction de fonctions de Liapunov pour des courbes croissantes plus générales est encore un problème ouvert, d'où des techniques de preuves différentes dans ce dernier cas.

Dans le cadre d'une cinétique d'inhibition (comme par exemple le modèle de Haldane), nous avons une proposition sensiblement équivalente dans le cadre d'une compétition entre deux espèces.

**Proposition.** *Considérons 2 espèces en compétition dans un chémostat, et supposons que leurs croissances suivent une cinétique d'inhibition de type Haldane. On a :*

- Si  $S_{in} < \lambda_1$ , on assiste à un lessivage total, qui est le seul équilibre stable.
- Si  $\lambda_1 < S_{in} < \lambda_2$ , le lessivage est un équilibre instable, et l'équilibre d'existence de l'espèce 1 est stable.
- Si  $\lambda_2 < S_{in}$ , on parle de bistabilité : l'équilibre vers lequel convergent les trajectoires dépend des conditions initiales (dont le lessivage, stable dans ce cas).





## Chapitre 8

# Propriétés générales du système différentiel.

Dans le cadre de deux espèces en compétition dans le chémostat, le système différentiel à considérer est le suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\mu_1(S) X_1 - \mu_2(S) X_2 + D(t) (S_{in} - S) \\ \dot{X}_1 &= \mu_1(S) X_1 - D(t) X_1 \\ \dot{X}_2 &= \mu_2(S) X_2 - D(t) X_2 \end{cases} \quad (8.0.1)$$

N'ayant pas fixé de modèle de cinétique pour l'évolution de chaque espèce, nous ferons désormais l'hypothèse que  $\mu_1$  et  $\mu_2$  sont deux fonctions monotones, continues, et telles que  $\mu_1(0) = \mu_2(0) = 0$ .

Biologiquement, rappelons que  $S$ ,  $X_1$  et  $X_2$  désignent une quantité d'espèces biotiques<sup>1</sup> ou abiotiques<sup>2</sup>. Il faut donc vérifier mathématiquement que ces quantités, dont l'évolution est régie par le système différentiel précédent, sont bien positives pour n'importe quelle condition initiale positive.

---

1. Vivantes.

2. Non vivantes, pouvant être du domaine de la physique ou de la chimie (un substrat, par exemple).

**Lemme.** *Supposons que la condition initiale  $S(0)$  est une quantité positive ou nulle.*

*Alors, pour tout instant  $t \in \mathbb{R}_+$ , la quantité  $S(t)$  solution de l'équation 8.0.2 est positive ou nulle.*

$$\dot{S}(t) = -\mu_1(S(t))X_1(t) - \mu_2(S(t))X_2(t) + D(t)(S_{in} - S(t)) \quad (8.0.2)$$

*Démonstration.* Raisonnons par l'absurde : supposons qu'il existe  $t_0 \in \mathbb{R}_+$  tel que  $S(t_0) < 0$ . Par continuité de  $S$ , il existerait donc  $0 < t'_1 < t_0$  tel que  $S(t'_1) = 0$ .

Posons maintenant  $t_1 = \inf \{t \in \mathbb{R}_+ / S(t) = 0\}$ . Nous avons donc :

$$\dot{S}(t_1) = D(t_1) \times S_{in} > 0$$

D'autre part, nous avons aussi :

$$\dot{S}(t_1) = \lim_{t \rightarrow t_1} \frac{S(t) - S(t_1)}{t - t_1} = \lim_{t \rightarrow t_1^-} \frac{S(t)}{t - t_1} \leq 0$$

étant donné que, lorsque  $t \rightarrow t_1^-$ , on a clairement  $t - t_1 \leq 0$ , et  $S(t) \geq 0$  par continuité de  $S$  au voisinage de  $t_1$ . Contradiction.  $\square$

**Lemme.** *Soit  $i \in \{1, 2\}$ . Supposons que la condition initiale  $X_i(0)$  est une quantité positive ou nulle.*

*Alors, pour tout instant  $t \in \mathbb{R}_+$ , la quantité  $X_i(t)$  solution de l'équation 8.0.3 est positive ou nulle.*

$$\dot{X}_i(t) = \mu_i(S(t))X_i(t) - D(t)X_i(t) \quad (8.0.3)$$

*Démonstration.* Soit  $i \in \{1, 2\}$ . L'équation 8.0.3 se réécrit ainsi :

$$\dot{X}_i(t) = (\mu_i(S(t)) - D(t))X_i(t)$$

Intégrons cette équation. Celle-ci devient :

$$X_i(t) = X_i(0) \times \exp\left(\int_0^t (\mu_i(S(\tau)) - D(\tau)) d\tau\right)$$

Enfin, on sait, par hypothèse, que la condition initiale  $X_i(0)$  est positive ou nulle. Il en est donc de même pour  $X_i(t)$ , et ce pour tout  $t \in \mathbb{R}_+$ .

La justification de l'intégrabilité de notre équation différentielle de départ provient du fait que pour tout  $t \in \mathbb{R}_+$ , la fonction  $\tau \mapsto \mu_i(S(\tau)) - D(\tau)$  est continue par morceaux sur  $[0, t]$  qui est un compact de  $\mathbb{R}$ .  $\square$

Moralement, nous devons maintenant vérifier que ces trois quantités ne peuvent pas « exploser en temps fini », c'est-à-dire qu'il ne peut pas exister de temps  $T > 0$  tel que l'une de ces quantités est infinie au voisinage de  $T$ .

**Lemme.** Posons  $Z(t) = S(t) + X_1(t) + X_2(t) - S_{in}$ .  
 Cette quantité satisfait à l'équation différentielle 8.0.4 :

$$\dot{Z}(t) = -D(t)Z(t) \tag{8.0.4}$$

*Démonstration.* Soit  $t \in \mathbb{R}_+$ . Posons  $Z(t) = S(t) + X_1(t) + X_2(t) - S_{in}$ . On a :

$$\dot{Z}(t) = \dot{S}(t) + \dot{X}_1(t) + \dot{X}_2(t)$$

Compte tenu du système différentiel 8.0.1 auquel satisfont les quantités  $S$ ,  $X_1$  et  $X_2$ , on a :

$$\dot{Z}(t) = D(t)(S_{in} - S(t) - X_1(t) - X_2(t))$$

D'où l'équation différentielle linéaire 8.0.4 :

$$\dot{Z}(t) = -D(t)Z(t)$$

$\square$

**Corollaire 1.** L'ensemble défini par  $S + X_1 + X_2 = S_{in}$  est attractant.

*Démonstration.* C'est une conséquence directe de l'équation différentielle 8.0.4 :

$$\dot{Z}(t) = -D(t)Z(t)$$

En effet,  $Z$  est donc une fonction exponentielle décroissante du temps, de limite égale à  $S_{in}$ . Par conséquent, quelles que soient les conditions initiales prises pour  $S$ ,  $X_1$  et  $X_2$ , toutes les trajectoires vont converger en temps infini vers l'ensemble défini dans cet énoncé.  $\square$

**Corollaire 2.** *Les quantités  $S$ ,  $X_1$  et  $X_2$  sont bornées.*

*Démonstration.* Soit  $t \in \mathbb{R}_+$ . On a précédemment posé  $Z(t) = S(t) + X_1(t) + X_2(t) - S_{in}$ , et on a prouvé, par le lemme précédent, que  $Z$  satisfait à l'équation différentielle 8.0.4 :

$$\dot{Z}(t) = -D(t)Z(t)$$

De plus, le taux de dilution  $D$  est une fonction positive et intégrable du temps, donc  $Z$  est exponentiellement décroissante :

$$Z(t) = Z(0) \times \exp\left(-\int_0^t D(\tau)d\tau\right)$$

majorée en valeur absolue par  $|Z(0)|$  sous réserve que  $\int_0^t D(\tau)d\tau \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} +\infty$ . De plus,  $S$ ,  $X_1$  et  $X_2$  sont des quantités positives. Il s'ensuit que ces trois quantités sont bornées.  $\square$

**Lemme.** *Le système du chémostat à deux espèces, dont l'évolution est régie par des cinétiques  $\mu_i$  croissantes, n'admet pas d'orbites périodiques lorsque le taux de dilution  $D$  est constant.*

*Démonstration.* Le but de cette preuve est d'appliquer le critère de Dulac. Ainsi, considérons la fonction de Dulac suivante :

$$\varphi(X_1, X_2) := \frac{1}{X_1 X_2}$$

qui est de classe  $\mathcal{C}^1$  sur  $\mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+^*$ . L'ensemble limite est donné par l'équation suivante :

$$S + X_1 + X_2 = S_{in}$$

Vérifions que les hypothèses du critère de Dulac sont bien vérifiées :

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial X_1} \frac{(\mu_1 - D) X_1}{X_1 X_2} + \frac{\partial}{\partial X_2} \frac{(\mu_2 - D) X_1}{X_1 X_2} &= \frac{\partial}{\partial X_1} \left( \frac{\mu_1 - D}{X_2} \right) + \frac{\partial}{\partial X_2} \left( \frac{\mu_2 - D}{X_1} \right) \\
&= \frac{1}{X_2} \frac{\partial \mu_1(S)}{\partial X_1} + \frac{1}{X_1} \frac{\partial \mu_2(S)}{\partial X_2} \\
&= \frac{1}{X_2} \frac{\partial \mu_1}{\partial X_1} (S_{in} - X_1 - X_2) \\
&\quad + \frac{1}{X_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial X_2} (S_{in} - X_1 - X_2) \\
&= - \left( \frac{1}{X_2} \frac{d\mu_1}{dS} + \frac{1}{X_1} \frac{d\mu_2}{dS} \right) < 0
\end{aligned}$$

où, dans la dernière étape, on a utilisé la règle de la chaîne, et le fait que les cinétiques  $\mu_i$  sont supposées être des fonctions strictement croissantes de la variable  $S$ .  $\square$





## Chapitre 9

# Étude du chémostat avec un taux de dilution $D$ constant. Généralités.

### 9.1 Équilibres à *break-even concentration* différentes.

Dès à présent, sauf mention du contraire, nous supposons que le taux de dilution  $D$  est une fonction constante du temps.

**Lemme.** *Génériquement<sup>a</sup>, il y a au moins un, et au plus trois équilibres pour le système du chémostat à deux espèces :*

- $(S_{in}, 0, 0)$ , appelé « *équilibre de lessivage* », existe tout le temps<sup>b</sup>.
- $(S_1^*, 0, S_{in} - S_1^*)$ , avec  $S_1^* = \mu_2^{-1}(D)$ , appelé « *équilibre de survie de l'espèce 1* », existe sous réserve de définition de l'expression précédente.
- $(S_2^*, S_{in} - S_2^*, 0)$ , avec  $S_2^* = \mu_1^{-1}(D)$ , appelé « *équilibre de survie de l'espèce 2* », existe sous réserve de définition de l'expression précédente.

<sup>a</sup>. C'est-à-dire lorsque  $\lambda_1 \neq \lambda_2$ . Le cas d'égalité sera traité en section 9.2.

<sup>b</sup>. Comme pour le système du chémostat à une espèce, l'équilibre de survie est indépendant des conditions initiales prises pour  $S$ ,  $X_1$  et  $X_2$ .

*Démonstration.* Cherchons les équilibres  $(S^*, X_1^*, X_2^*)$ , ils sont solutions de :

$$\begin{cases} 0 & = & -\mu_1(S^*)X_1^* - \mu_2(S^*)X_2^* & +D(S_{in} - S^*) \\ 0 & = & \mu_1(S^*)X_1^* & -DX_1^* \\ 0 & = & \mu_2(S^*)X_2^* & -DX_2^* \end{cases}$$

On voit que le triplet  $(S_{in}, 0, 0)$  est solution de ce système. Cet équilibre trivial s'appelle *équilibre de lessivage*, nous en avons parlé dans la partie introductive.

Outre cet équilibre trivial, supposons désormais que  $X_1^* = 0$ , et  $X_2^* \neq 0$ . On obtient ainsi :

$$\begin{cases} 0 &= -\mu_2(S^*)X_2^* + D(S_{in} - S^*) \\ 0 &= \mu_2(S^*)X_2^* - DX_2^* \end{cases}$$

La deuxième équation donne que  $S^*$  vérifie  $\mu_2(S^*) = D$ . Ainsi, on déduit de la première équation que  $X_2^* = S_{in} - S^*$ . Cela donne notre second triplet candidat.

Par « symétrie », si l'on suppose que le troisième équilibre vérifie  $X_2^* = 0$ ,  $X_1^* \neq 0$ , alors  $S^*$  vérifie  $\mu_1(S^*) = D$  et  $X_1^* = S_{in} - S^*$ . Cela donne donc notre troisième triplet candidat.

Les trois équilibres sus-mentionnés (sous réserve de définition des  $S_i^*$ , selon les expressions précédemment établies) sont les seuls candidats, en vertu du principe d'exclusion compétitive, qui exclut toute possibilité de coexistence des deux espèces à l'équilibre. En résumé, les trois équilibres candidats sont :

$$E_0^* = \begin{bmatrix} S_{in} \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, E_1^* = \begin{bmatrix} S_1^* \\ 0 \\ S_{in} - S_1^* \end{bmatrix}, E_2^* = \begin{bmatrix} S_2^* \\ S_{in} - S_2^* \\ 0 \end{bmatrix}$$

où  $S_1^*$  et  $S_2^*$  vérifient respectivement  $\mu_2(S_1^*) = D$  et  $\mu_1(S_2^*) = D$ . □

Le lecteur attentif (que nous supposons<sup>1</sup> être un mathématicien assidu) aura certainement été étonné du dernier paragraphe de la précédente démonstration.

En effet, nous avons utilisé le principe d'exclusion compétitive<sup>2</sup> pour écarter l'existence d'un quatrième équilibre où  $X_1$  et  $X_2$  seraient simultanément non nuls. Il va de soi que nous corrigeons cet écart volontaire dès à présent.

**Lemme.** *Le principe d'exclusion compétitive est vérifié dans le cadre d'une compétition entre deux espèces différentes.  
En d'autres termes, il n'y a pas d'équilibre où  $X_1$  et  $X_2$  seraient simultanément non nuls.*

---

1. Naturellement !

2. Qui est, rappelons-le, un principe purement biologique.

*Démonstration.* Procédons par l'absurde : ainsi, supposons que ce quatrième équilibre, noté  $(S^*, X_1^*, X_2^*)$ , existe et soit tel que  $X_1^*$  et  $X_2^*$  sont simultanément non nuls. On aurait donc :

$$\begin{cases} 0 &= -\mu_1(S^*)X_1^* - \mu_2(S^*)X_2^* + D(S_{in} - S^*) \\ 0 &= \mu_1(S^*)X_1^* - DX_1^* \\ 0 &= \mu_2(S^*)X_2^* - DX_2^* \end{cases}$$

Puisque  $X_1^*$  et  $X_2^*$  ne sont pas nuls, les deux dernières équations se simplifient :

$$\begin{cases} \mu_1(S^*) &= D \\ \mu_2(S^*) &= D \end{cases}$$

Nous avons supposé les espèces 1 et 2 différentes, et il est clair que l'ensemble des fonctions  $\mu$  continues sur  $\mathbb{R}^+$ , strictement monotones s'intersectant en  $(S^*, D)$  est de mesure nulle dans l'ensemble des fonctions continues strictement monotones sur  $\mathbb{R}^+$ . Il est donc peu probable d'obtenir cet équilibre de coexistence.  $\square$

*Remarque.* Le lecteur aura constaté que la démonstration précédente est rigoureusement exacte, même si le taux de dilution  $D$  n'est pas une fonction constante du temps.

Nous donnons maintenant une preuve alternative pour l'absence d'un autre équilibre<sup>3</sup>. Celle-ci fait intervenir la proportion de l'espèce 1 dans le chémostat.

*Démonstration.* Pour notre étude, posons  $B = X_1 + X_2$ , et  $p = \frac{X_1}{B}$ . Ces deux quantités représentent respectivement la quantité de biomasse totale, et la proportion de l'espèce 1 dans le chémostat.

Le système des équations différentielles du chémostat à deux espèces peut se réécrire en fonction de ces deux quantités. Ainsi, on a :

$$\begin{aligned} \dot{B} &= \dot{X}_1 + \dot{X}_2 \\ &= \mu_1(S)X_1 + \mu_2(S)X_2 - DX_1 - DX_2 \\ &= B \left( \frac{X_1}{B} \mu_1(S) + \frac{X_2}{B} \mu_2(S) \right) - D(X_1 + X_2) \\ &= B(p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S)) - DB \end{aligned}$$

---

3. Cette preuve sera également plus complète, dans la mesure où il est question de convergence vers un état où la survie d'une seule espèce est constatée. Le lecteur pourra également se référer à la section 2.3 où est présenté l'historique des preuves du principe d'exclusion compétitive, au fil du temps et de la littérature, selon, entre autres, la cinétique et les taux de dilution choisis.

De plus,

$$\begin{aligned}
\dot{p} &= \frac{\dot{X}_1 B - X_1 \dot{B}}{B^2} \\
&= \frac{1}{B} (\mu_1(S) X_1 - X_1 (p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S))) \\
&= \mu_1(S) \frac{X_1}{B} - (p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S)) \frac{X_1}{B} \\
&= p\mu_1(S) - p^2\mu_1(S) - p(1-p)\mu_2(S) \\
&= p(1-p)(\mu_1(S) - \mu_2(S))
\end{aligned}$$

Enfin, nous pouvons compléter ce système de deux équations différentielles par celle liant  $S$ ,  $B$  et  $p$ . Ainsi, on obtient :

$$\begin{aligned}
\dot{S} &= -\mu_1(S) X_1 - \mu_2(S) X_2 + D(S_{in} - S) \\
&= \left( -\mu_1(S) \frac{X_1}{B} - \mu_2(S) \frac{X_2}{B} \right) B + D(S_{in} - S) \\
&= -B(p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S)) + D(S_{in} - S)
\end{aligned}$$

En posant  $Z = B + S$ , nous avons précédemment vu que  $Z$  converge vers  $S_{in}$  lorsque  $t$  tend vers l'infini. Plus précisément, nous pouvons écrire :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, Z(t) = S_{in} + (Z(0) - S_{in}) \exp(-Dt)$$

sous réserve que le taux de dilution  $D$  est une fonction constante du temps. Par la suite, posons :

$$\mu^+(S) := \max(\mu_1(S), \mu_2(S))$$

l'enveloppe supérieure des cinétiques considérées, et :

$$\mu^-(S) := \min(\mu_1(S), \mu_2(S))$$

l'enveloppe inférieure des cinétiques considérées. Posons enfin :

$$\hat{\mu}(S, p) := p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S)$$

la combinaison convexe<sup>4</sup> des cinétiques considérées.

**Interlude : nous avons, jusqu'ici, transformé notre système initial des équations du chémostat, en un système liant la quantité de substrat, la proportion de l'espèce 1 et la quantité de biomasse totale.**

---

4. À l'écriture de ceci, nous commettons un abus de langage dans la mesure où  $p$  n'est pas un coefficient constant, puisque celui représente la proportion temporelle de l'espèce 1 dans le chémostat. Mais le lecteur comprendra aisément pourquoi nous avons volontairement réalisé cet abus de langage.

Moralement, nous allons prouver que la quantité de biomasse totale  $B$  est une fonction prenant des valeurs comprises dans un intervalle dépendant du temps. En d'autres termes, montrons que :

$$\exists B^- \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}), \exists B^+ \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}), \forall t \in \mathbb{R}, B(t) \in [B^-(t), B^+(t)]$$

C'est *a priori* évident, dans la mesure où  $B = X_1 + X_2$ , et nous avons prouvé que  $X_1$  et  $X_2$  sont des fonctions bornées. Raffinons ceci et voyons que :

$$\mu^-(S)B - DB \leq (p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S))B - DB \leq \mu^+(S)B - DB$$

Écrivons  $S = S_{in} - B + \sigma(t)$  avec  $\sigma(t) := (Z(0) - S_{in}) \exp(-Dt)$ , et posons :

$$\begin{cases} f(B, t) & := (p\mu_1(S_{in} - B + \sigma(t)) + (1-p)\mu_2(S_{in} - B + \sigma(t)))B - DB \\ f^-(B, t) & := \mu^-(S_{in} - B + \sigma(t))B - DB \\ f^+(B, t) & := \mu^+(S_{in} - B + \sigma(t))B - DB \end{cases}$$

de sorte que  $\dot{B} = f(B, t)$ . Il s'ensuit que pour tout  $B \in \mathbb{R}$ , et pour tout  $t \in \mathbb{R}$ , on a l'inéquation suivante :

$$f^-(B, t) \leq f(B, t) \leq f^+(B, t)$$

Considérons le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{B}^- & = f^+(B^+, t) \\ \dot{B}^+ & = f^-(B^-, t) \end{cases} \quad (9.1.1)$$

que l'on initialise avec les valeurs  $B^+(0) = B^-(0) = B(0)$ , on peut donc<sup>5</sup> écrire que :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, B(t) \in [B^-(t), B^+(t)]$$

où  $B^-$  et  $B^+$  désignent les solutions du système 9.1.1, compte tenu du jeu de conditions initiales choisi.

**Interlude : nous venons de prouver que la quantité de biomasse est contrôlée par deux fonctions encadrantes.**

L'étape suivante est la plus difficile : nous devons raffiner notre bornitude pour montrer que  $S$  est, en temps infini, dans  $[\min(\lambda_1, \lambda_2), \max(\lambda_1, \lambda_2)]$ .

---

5. Nous en donnerons la preuve plus tard, dans un lemme intitulé « Intégration d'un système d'inéquations différentielles ».

Fixons  $\varepsilon > 0$ . Rappelons que nous avons posé  $\sigma(t) := (Z(0) - S_{in}) \exp(-Dt)$ , de sorte que l'on puisse écrire :

$$Z(t) = S_{in} + \sigma(t)$$

Par la positivité de  $D$ , il est clair que  $\sigma$  est une fonction de limite nulle ; ce que l'on peut réécrire, en termes de quantificateurs :

$$\exists T > 0, \forall t > T, -\varepsilon < \sigma(t) < \varepsilon$$

Étudions maintenant le signe de  $f^+$  et  $f^-$ . Pour cela, soient  $b \in \mathbb{R}^+$  et  $t > T$ . On peut écrire que :

$$S_{in} - b - \varepsilon < S_{in} - b + \sigma(t) < S_{in} - b + \varepsilon$$

Cette inégalité stricte étant conservée<sup>6</sup> en lui appliquant la fonction  $\mu^+$ . Cherchons maintenant une condition pour que  $f^+(b, t)$  soit négative.

$$\begin{aligned} f^+(b, t) < 0 &\Leftrightarrow (\mu^+(S_{in} - b + \varepsilon) - D)b < 0 \\ &\Leftrightarrow \mu^+(S_{in} - b + \varepsilon) < D \\ &\Leftrightarrow \max_{i \in \{1,2\}} \mu_i(S_{in} - b + \varepsilon) < D \\ &\Leftrightarrow S_{in} - b + \varepsilon < \min_{i \in \{1,2\}} \lambda_i \\ &\Leftrightarrow b > S_{in} - \min_{i \in \{1,2\}} \lambda_i + \varepsilon \end{aligned}$$

De même, cherchons maintenant une condition pour que  $f^-(b, t)$  soit positive.

$$\begin{aligned} f^-(b, t) > 0 &\Leftrightarrow (\mu^-(S_{in} - b - \varepsilon) - D)b > 0 \\ &\Leftrightarrow \mu^-(S_{in} - b - \varepsilon) > D \\ &\Leftrightarrow \min_{i \in \{1,2\}} \mu_i(S_{in} - b - \varepsilon) > D \\ &\Leftrightarrow S_{in} - b - \varepsilon > \max_{i \in \{1,2\}} \lambda_i \\ &\Leftrightarrow b < S_{in} - \max_{i \in \{1,2\}} \lambda_i - \varepsilon \end{aligned}$$

**Interlude : nous venons de prouver le résultat suivant :**

$$\forall \varepsilon > 0, \exists T > 0, \forall t > T, \begin{cases} \forall b > S_{in} - \min_{i \in \{1,2\}} \lambda_i + \varepsilon, & f^+(b, t) < 0 \\ \forall b < S_{in} - \max_{i \in \{1,2\}} \lambda_i - \varepsilon, & f^-(b, t) > 0 \end{cases}$$

---

6.  $\mu^+$  est strictement croissante comme « max » de fonctions strictement croissantes.

De ce qui précède, on en déduit qu'en temps infini :

$$Im(B^+) \subseteq \left[ 0, S_{in} - \min_{i \in \{1,2\}} \lambda_i + \varepsilon \right]$$

et :

$$Im(B^-) \subseteq \left[ S_{in} - \max_{i \in \{1,2\}} \lambda_i - \varepsilon, S_{in} \right]$$

Ceci étant vrai pour tout  $\varepsilon > 0$  aussi faible soit-il, on en déduit qu'en temps infini :

$$Im(B) \subseteq \left[ S_{in} - \max_{i \in \{1,2\}} \lambda_i, S_{in} - \min_{i \in \{1,2\}} \lambda_i \right]$$

Enfin, la relation algébrique liant  $S$  à  $B$  nous permet d'écrire, en temps infini :

$$Im(S) \subseteq \left[ \min_{i \in \{1,2\}} \lambda_i, \max_{i \in \{1,2\}} \lambda_i \right]$$

De plus, remarquons cette propriété liée aux *break-even concentrations* :

$$\lambda_i < \lambda_j \implies \forall S \in [\lambda_i, \lambda_j], \mu_i(S) > \mu_j(S)$$

Supposons, quitte à permuter nos indices, que l'espèce 1 a la plus faible *break-even concentration*. Compte tenu de la remarque précédente et de l'équation différentielle en  $p$ , on peut en déduire<sup>7</sup> que  $\dot{p} > 0$ .  $p$  est donc strictement croissante.

Éliminons le cas pathologique<sup>8</sup> où  $p(0) = 1$ . Puisque  $X_2 \geq 0$ , on a  $0 \leq p(t) \leq 1$  pour tout  $t \in \mathbb{R}^+$ .  $p$  ne peut que croître jusqu'à atteindre la valeur  $p = 1$ . Ainsi, l'espèce 1 survit et l'espèce 2 s'éteint.

Le résultat perdure sans pertes de généralités : si l'on avait supposé que l'espèce 2 avait la plus faible *break-even concentration*, alors l'espèce 2 aurait survécu, tandis que l'espèce 1 se serait éteinte. Dans tous les cas, on aurait eu affaire à l'extinction d'une espèce et la survie de l'autre.  $\square$

Prouvons maintenant le lemme d'intégration d'un système d'inéquations différentielles, que nous avons utilisé au cours de cette preuve.

---

7. Puisque  $p \in [0, 1]$ .

8. Puisque, dans ce cas-là,  $p$  serait constante égale à 1.



**Lemme** (Intégration d'un système d'inéquations différentielles). *Soit  $F$  une fonction de  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^+$  à valeurs dans  $\mathbb{R}$ , lipschitzienne en sa première variable, mesurable en sa seconde variable. Considérons l'équation différentielle suivante :*

$$\dot{X} = F(X, t)$$

*Supposons qu'il existe deux fonctions  $F^-$  et  $F^+$  telles que :*

$$\forall (x, t) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^+, F^-(x, t) \leq F(x, t) \leq F^+(x, t)$$

*Alors, en initialisant le système :*

$$\begin{cases} \dot{X}^- &= F^-(X^-, t) \\ \dot{X}^+ &= F^+(X^+, t) \end{cases}$$

*avec les conditions initiales  $X^-(0) \leq X^+(0) \leq X(0)$ , on obtient :*

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, X^-(t) \leq X(t) \leq X^+(t)$$

*Démonstration.* Raisonnons uniquement sur la seconde partie de l'inéquation voulue et posons, à cet effet,  $\delta(t) := X^+(t) - X(t)$ . De par l'inégalité vérifiée par les conditions initiales, on a  $\delta(0) \geq 0$ . Considérons maintenant  $t_0 := \inf \{t > 0, \delta(t) < 0\}$ , de sorte que  $\delta(t_0) = 0$ .

Jusqu'à la fin de cette preuve, nous considérerons<sup>9</sup>  $t$  tel que  $t \geq t_0$ . De plus,  $\delta$  est une fonction dérivable du temps en tant que somme de telles fonctions. On a de plus :

$$\begin{aligned} \dot{\delta}(t) &= F^+(X^+, t) - F(X, t) \\ &= F^+(\delta + X, t) - F(X, t) \end{aligned}$$

à  $X(\cdot)$  fixé. En posant  $G(\delta, t) := F^+(\delta + X, t) - F(X, t)$ , on a ainsi l'équation différentielle  $\dot{\delta}(t) = G(\delta(t), t)$ .

$G$  est une fonction mesurable en  $t$ , et lipschitzienne en  $\delta$  comme somme de deux telles fonctions. La lipschitzianité de  $G$  par rapport à sa première variable implique qu'il existe une constante<sup>10</sup>  $L(t)$  telle que :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, |G(\delta(t), t) - G(0, t)| \leq L(t) |\delta(t)|$$

9. Lorsque  $t$  n'est pas considérée comme variable formelle.

10. Moralement, il ne s'agit pas d'une « constante » au sens commun... mais d'une constante par rapport à  $\delta$ .

D'où :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, G(\delta(t), t) \geq G(0, t) - L(t) \operatorname{sgn}(\delta(t)) \delta(t)$$

de sorte que, si l'on pose  $\Phi(t) := L(t) \operatorname{sgn}(\delta(t))$ , on peut écrire que :

$$\dot{\delta}(t) \geq G(0, t) - \Phi(t) \delta(t)$$

Ainsi, il s'ensuit que :

$$\begin{aligned} \dot{\delta}(t) + \Phi(t) \delta(t) &\geq G(0, t) \\ \Leftrightarrow \left( \dot{\delta}(t) + \Phi(t) \delta(t) \right) \exp \left( \int_{t_0}^t \Phi(\tau) d\tau \right) &\geq G(0, t) \exp \left( \int_{t_0}^t \Phi(\tau) d\tau \right) \end{aligned}$$

Examinons chaque quantité de la dernière inéquation. Le membre de gauche peut se réécrire ainsi :

$$\frac{d}{dt} \left( \delta(t) \exp \left( \int_{t_0}^t \Phi(\tau) d\tau \right) \right)$$

Quant à la quantité de droite, rappelons que nous avons supposé la condition suivante :

$$\forall (x, t) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^+, F(x, t) \leq F^+(x, t)$$

De ce fait, il est licite d'affirmer que  $G(0, t) \geq 0$  et la conclusion est identique pour tout le membre de droite de l'inéquation précédente, ce qui nous mène donc à écrire :

$$\frac{d}{dt} \left( \delta(t) \exp \left( \int_{t_0}^t \Phi(\tau) d\tau \right) \right) \geq 0$$

Enfin, on peut conclure que :

$$\forall t \geq t_0, \delta(t) = X^+(t) - X(t) \geq 0$$

Le même résultat s'obtient on permutant les rôles de  $X$ ,  $X^-$  et  $X^+$  pour obtenir le résultat désiré :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, X^-(t) \leq X(t) \leq X^+(t)$$

□

### 9.1.1 Préliminaire à l'étude des stabilités des équilibres.

Considérons  $F$  la fonction vectorielle ainsi définie :

$$\begin{aligned} F : \mathbb{R}^3 &\rightarrow \mathbb{R}^3 \\ (S, X_1, X_2) &\mapsto (\dot{S}, \dot{X}_1, \dot{X}_2) \end{aligned}$$

Calculons la matrice jacobienne<sup>11</sup> de  $F$  en un point  $(S^*, X_1^*, X_2^*)$  :

$$Jac(F)(S^*, X_1^*, X_2^*) = \begin{bmatrix} -X_1^* \mu_1'(S^*) - X_2^* \mu_2'(S^*) - D & -\mu_1(S^*) & -\mu_2(S^*) \\ X_1^* \mu_1'(S^*) & \mu_1(S^*) - D & 0 \\ X_2^* \mu_2'(S^*) & 0 & \mu_2(S^*) - D \end{bmatrix}$$

Étudions dès à présent la stabilité de chaque équilibre, cas par cas.

### 9.1.2 Stabilité de l'équilibre $E_0^*$ , dit « de lessivage ».

On rappelle que l'équilibre de lessivage est l'équilibre  $(S^*, X_1^*, X_2^*) = (S_{in}, 0, 0)$ . D'où :

$$Jac(F)(S_{in}, 0, 0) = \begin{bmatrix} -D & -\mu_1(S_{in}) & -\mu_2(S_{in}) \\ 0 & \mu_1(S_{in}) - D & 0 \\ 0 & 0 & \mu_2(S_{in}) - D \end{bmatrix}$$

dont les valeurs propres sont celles situées sur la diagonale, cette matrice étant triangulaire supérieure. Il y a donc trois valeurs propres simples,  $-D$ ,  $\mu_1(S_{in}) - D$  et  $\mu_2(S_{in}) - D$ .

On en déduit donc, puisque ces trois valeurs propres sont réelles et que  $D > 0$ , que l'équilibre est stable si et seulement si :

$$D > \mu_1(S_{in}) \text{ et } D > \mu_2(S_{in})$$

---

11. Ce calcul est licite, vu que la fonction  $F$  ainsi définie est différentiable.

### 9.1.3 Stabilité de l'équilibre $E_1^*$ , où $X_1 = 0$ .

On rappelle que  $E_1^*$  est <sup>12</sup> l'équilibre  $(S^*, X_1^*, X_2^*) = (S_1^*, 0, S_{in} - S_1^*)$ , où  $S_1^*$  vérifie  $\mu_2(S_1^*) = D$ . D'où :

$$Jac(F)(S_1^*, 0, S_{in} - S_1^*) = \begin{bmatrix} (S_1^* - S_{in}) \mu_2'(S_1^*) - D & -\mu_1(S_1^*) & -D \\ 0 & \mu_1(S_1^*) - D & 0 \\ (S_{in} - S_1^*) \mu_2'(S_1^*) & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

dont les valeurs propres sont toutes simples, au nombre de trois :  $-D$ ,  $\mu_1(S_1^*) - D$  et  $\mu_2'(S_1^*)(S_1^* - S_{in})$ .

On en déduit donc, puisque ces trois valeurs propres sont réelles et que  $D > 0$ , que l'équilibre est stable si et seulement si :

$$D > \mu_1(S_1^*) \text{ et } \mu_2'(S_1^*)(S_1^* - S_{in}) < 0$$

### 9.1.4 Stabilité de l'équilibre $E_2^*$ , où $X_2 = 0$ .

On rappelle que  $E_2^*$  est <sup>13</sup> l'équilibre  $(S^*, X_1^*, X_2^*) = (S_2^*, S_{in} - S_2^*, 0)$ , où  $S_2^*$  vérifie  $\mu_1(S_2^*) = D$ . D'où :

$$Jac(F)(S_2^*, S_{in} - S_2^*, 0) = \begin{bmatrix} (S_2^* - S_{in}) \mu_1'(S_2^*) - D & -D & -\mu_2(S_2^*) \\ (S_{in} - S_2^*) \mu_1'(S_2^*) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \mu_2(S_2^*) - D \end{bmatrix}$$

dont les valeurs propres sont toutes simples, au nombre de trois :  $-D$ ,  $\mu_2(S_2^*) - D$  et  $\mu_1'(S_2^*)(S_2^* - S_{in})$ .

On en déduit donc, puisque ces trois valeurs propres sont réelles et que  $D > 0$ , que l'équilibre est stable si et seulement si :

$$D > \mu_2(S_2^*) \text{ et } \mu_1'(S_2^*)(S_2^* - S_{in}) < 0$$

---

12. Sous réserve de bonne définition !

13. Sous réserve de bonne définition (bis) !

### 9.1.5 Conclusion sur les stabilités des différents équilibres.

Commençons par un théorème important dans l'étude des systèmes dynamiques : il s'agit du théorème de Hartman-Grobman. Nous pouvons en résumer l'idée principale en quelques mots : ce théorème énonce qu'un système dynamique, au voisinage d'un équilibre hyperbolique, se comporte qualitativement de la même manière que le système linéarisé au voisinage du point.

**Théorème** (Théorème de Hartman-Grobman). *Soient  $f \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^n)$  une fonction possédant un zéro  $p$ , et  $A$  la matrice jacobienne de  $f$  au point  $p$  :*

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(p) & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(p) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(p) & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(p) \end{pmatrix}$$

*On suppose que  $p$  est un point d'équilibre hyperbolique<sup>a</sup>.*

*Alors, il existe :*

1. Deux ouverts  $\mathcal{U}$  et  $\mathcal{V}$  de  $\mathbb{R}^n$  contenant respectivement  $p$  et  $0$ .
2. Un homéomorphisme  $h : \mathcal{U} \rightarrow \mathcal{V}$  tel que  $h(p) = 0$ .

tels que  $h$  envoie bijectivement les trajectoires de  $\dot{x}(t) = f(x(t))$  sur celles de  $\dot{y}(t) = Ay(t)$  dans  $\mathcal{V} = h(\mathcal{U})$ , en gardant l'orientation donnée par le temps  $t$ . On dit alors que « les flots de  $f$  et  $A$  sont topologiquement équivalents ».

<sup>a</sup>. C'est-à-dire qu'aucune valeur propre de  $A$  n'a sa partie réelle nulle.

**Cela justifie donc d'étudier le comportement local du système, grâce aux valeurs propres de la matrice Jacobienne.**

Sous réserve de validité des inéquations précédentes, les équilibres considérés sont donc localement stables en vertu du théorème de Hartman-Grobman. Nous pouvons en résumer la raison en une phrase : les valeurs propres des matrices jacobiennes<sup>14</sup> associées sont réelles, strictement négatives. On parle donc de **stabilité locale**.

Cependant, toujours sous réserve de validité des inéquations précédentes, ces équilibres sont même asymptotiquement et exponentiellement stables, en vertu de l'un<sup>15</sup> des théorèmes de Liapunov que nous rappelons ci-dessous.

<sup>14</sup>. Donc du système linéarisé des équations différentielles du chémostat à deux espèces.

<sup>15</sup>. Liapunov a donné son nom à bon nombre de théorèmes, en particulier en théorie des systèmes dynamiques.

**Théorème** (Théorème de Liapunov). *Soit  $A$  une matrice carrée de taille  $n$  à coefficients réels. Les propositions suivantes sont équivalentes :*

1. Il existe des constantes  $M > 0, \omega > 0$  telles que pour tout  $y_0 \in \mathbb{C}^n$ ,

$$\|\exp(tA) \cdot y_0\|_2 \leq M \exp(-\omega t) \|y_0\|_2$$

*i.e.* 0 est un équilibre exponentiellement stable.

2. Pour tout  $y_0 \in \mathbb{C}^n$ ,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|\exp(tA) \cdot y_0\|_2 = 0$$

*i.e.* 0 est un équilibre asymptotiquement stable.

3. Si on désigne par  $\sigma(A)$  le spectre de  $A$ , alors la borne spectrale de  $A$  est strictement négative,

$$s(A) := \sup_{\lambda \in \sigma(A)} (\operatorname{Re}(\lambda)) < 0$$

*i.e.* toutes les valeurs propres sont à parties réelles strictement négatives.

*Démonstration.* L'implication 1.  $\Rightarrow$  2. est évidente.

Pour montrer l'implication 2.  $\Rightarrow$  3., utilisons un raisonnement par contradiction. Ainsi, si  $s(A) \geq 0$ , il va exister une valeur propre  $\lambda \in \sigma(A)$  telle que  $\operatorname{Re}(\lambda) \geq 0$ . Soit  $y_0 \in \mathbb{C}^n$  un vecteur propre associé, on a ainsi :

$$\begin{aligned} \|\exp(tA) y_0\| &= \left\| \sum_{k \geq 0} \frac{t^k A^k}{k!} y_0 \right\| \\ &= \left\| \sum_{k \geq 0} \frac{t^k \lambda^k}{k!} y_0 \right\| \\ &= \|\exp(\lambda t) y_0\| \\ &= \exp(\operatorname{Re}(\lambda t)) \|y_0\| \rightarrow 0 \end{aligned}$$

et ainsi, on a montré que 0 n'est pas asymptotiquement stable.

Pour montrer l'implication 3.  $\Rightarrow$  1., on suppose que  $s(A) < 0$  et on suppose de plus que, pour un certain  $\omega > 0$  et pour tout  $y \in \mathbb{R}^n$  :

$$(Ay, y) \leq -\omega^2 \|y\|_2^2$$

où  $(\cdot, \cdot)$  désigne le produit scalaire usuel dans  $\mathbb{R}^n$ . Cette condition supplémentaire est, en particulier, satisfaite si  $A$  est une matrice symétrique négative.

Soit  $y_0 \in \mathbb{R}^n$ , considérons maintenant  $y(t) := \exp(tA)y_0$ . On a, pour tout  $t \geq 0$  :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \|y(t)\|^2 &= 2(y'(t), y(t)) \\ &= 2(Ay(t), y(t)) \\ &\leq -2\omega^2 \|y(t)\|_2^2 \end{aligned}$$

Cette inégalité implique que :

$$\forall t \geq 0, \|y(t)\|_2 \leq \exp(-\omega t) \|y_0\|_2$$

qui est bien l'assertion 1. □

Tout ceci prouve bien la légitimité des affirmations précédemment exposées. Une question vient maintenant à l'esprit : qu'en est-il de la stabilité globale ? La réponse à cette question est simple et est fondée sur le lemme suivant.

**Lemme.** *Si un système dynamique possède un nombre de points d'équilibres strictement supérieur à 1, alors il n'existe pas de point d'équilibre ayant une stabilité globale.*

*Démonstration.* Raisonnons par l'absurde. Supposons qu'il existe  $G$ , point d'équilibre du système dynamique considéré, ayant une stabilité globale. Choisissons  $M$  un autre point d'équilibre ( $M$  existe par hypothèse).

Il est assez évident que pour n'importe quel point d'équilibre, son bassin d'attraction n'est jamais vide : il est au moins réduit au point considéré.

Choisissons une trajectoire dans le bassin d'attraction  $\mathcal{B}_M$  de  $M$ . Par définition du bassin d'attraction, cette trajectoire restera dans  $\mathcal{B}_M$ , et donc ne convergera pas vers  $G$ . Par conséquent,  $G$  n'est pas globalement stable. Contradiction. □

## 9.2 Équilibres à *break-even concentration* égales.

Dès à présent, sauf mention du contraire, nous supposons que le taux de dilution  $D$  est une fonction constante du temps, et que les *break-even concentration* des deux espèces sont égales.

**Lemme.** *En termes quantitatifs, il y a une infinité d'équilibres pour le système du chémostat à deux espèces, sous l'hypothèse d'égalité des break-even concentration.*

*Démonstration.* Supposons que  $\lambda_1 = \lambda_2$  (posons  $\lambda$  la valeur obtenue). Cherchons les équilibres  $(S^*, X_1^*, X_2^*)$  du système, solutions de :

$$\begin{cases} 0 &= -\mu_1(S^*)X_1^* - \mu_2(S^*)X_2^* + D(S_{in} - S^*) \\ 0 &= \mu_1(S^*)X_1^* - DX_1^* \\ 0 &= \mu_2(S^*)X_2^* - DX_2^* \end{cases}$$

Supposons que  $S^* = \lambda$ . Les deux dernières équations deviennent donc triviales, puisque l'on sait que  $\mu_1(\lambda) = \mu_2(\lambda) = D$ . Concentrons-nous désormais sur la première équation. Elle devient :

$$X_1^* = -X_2^* + S_{in} - \lambda$$

après avoir simplifié la première ligne par  $D$ . On obtient bien une droite vectorielle d'équilibres pour le système différentiel du chémostat à deux espèces sous réserve d'égalité des *break-even concentration*.

Bien entendu, ce ne sont pas les seuls équilibres : en posant  $X_1^* = X_2^* = 0$ , on obtient  $S^* = S_{in}$  et on retrouve donc bien l'équilibre de lessivage. Quant aux équilibres où un seul  $X_i^*$  est nul pour  $i \in \{1, 2\}$ , on obtient l'expression des autres équilibres assez trivialement à l'aide du système et de l'équation de la droite vectorielle.  $\square$

Nous pouvons, de même, prouver ce résultat en utilisant les « coordonnées »  $(S, B, p)$  introduites dans la section précédente. C'est ce que nous allons faire.

*Démonstration.* Supposons que  $\lambda_1 = \lambda_2$  (posons  $\lambda$  la valeur obtenue). Cherchons les équilibres  $(S^*, B^*, p^*)$  du système, solutions de :

$$\begin{cases} 0 &= -B^*(p^*\mu_1(S^*) + (1-p^*)\mu_2(S^*)) + D(S_{in} - S^*) \\ 0 &= B^*(p^*\mu_1(S^*) + (1-p^*)\mu_2(S^*)) - DB^* \\ 0 &= p^*(1-p^*)(\mu_1(S^*) - \mu_2(S^*)) \end{cases}$$



Supposons que  $S^* = \lambda$ . Les deux dernières équations deviennent triviales puisque  $\mu_1(\lambda) = \mu_2(\lambda) = D$ . Quant à la première, on peut la simplifier en :

$$0 = -DB^* + D(S_{in} - S^*)$$

En ayant posé  $B = X_1 + X_2$ , on retrouve bien une infinité d'équilibres suivant la droite vectorielle :

$$X_1^* = -X_2^* + S_{in} - \lambda$$

Encore une fois, ce ne sont pas les seuls ! Si  $S^* \neq \lambda$ , la dernière équation ne peut être satisfaite que si  $p^* \in \{0, 1\}$ .

Si  $p^* = 0$ , les deux premières équations se simplifient en :

$$\begin{cases} 0 = -B^* \mu_2(S^*) + D(S_{in} - S^*) \\ 0 = B^*(\mu_2(S^*) - D) \end{cases}$$

ce qui donne les équilibres  $(\lambda, S_{in} - \lambda, 0)$  et  $(S_{in}, 0, 0)$  (correspondant à l'équilibre de lessivage).

Si  $p^* = 1$ , les deux premières équations se simplifient en :

$$\begin{cases} 0 = -B^* \mu_1(S^*) + D(S_{in} - S^*) \\ 0 = B^*(\mu_1(S^*) - D) \end{cases}$$

ce qui donne les équilibres  $(\lambda, S_{in} - \lambda, 1)$  et  $(S_{in}, 0, 1)$ . □

Il serait maintenant intéressant de savoir ce qui se passerait, de façon biologique, dans le cas pathologique où les deux cinétiques  $\mu_1$  et  $\mu_2$  sont rigoureusement identiques.

**Lemme.** *Considérons un chémostat à deux espèces suivant des cinétiques rigoureusement identiques, i.e. :*

$$\forall S \in \mathbb{R}^+, \mu_1(S) = \mu_2(S)$$

*Dans ce cas, la proportion de chaque espèce sera rigoureusement constante avec le temps.*

*Démonstration.* En reprenant les changements de variables faits en section 9.1, nous avons le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} \dot{B} &= B(p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S)) - DB \\ \dot{p} &= p(1-p)(\mu_1(S) - \mu_2(S)) \\ \dot{S} &= -B(p\mu_1(S) + (1-p)\mu_2(S)) + D(S_{in} - S) \end{cases}$$

Par commodité, posons  $\mu := \mu_1 = \mu_2$ , de sorte que le système précédent devienne :

$$\begin{cases} \dot{B} &= (\mu(S) - D) B \\ \dot{p} &= 0 \\ \dot{S} &= -B\mu(S) + D(S_{in} - S) \end{cases}$$

La deuxième équation nous informe que la proportion de l'espèce 1 est constante au cours du temps, ce que l'on peut réécrire ainsi :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, p(t) = p(0) = \frac{X_1(0)}{B(0)} = \frac{X_1(0)}{X_1(0) + X_2(0)}$$

De façon triviale, en notant  $q$  la proportion de l'espèce 2, puisque  $q = 1 - p$ , alors  $\dot{q} = 0$  de sorte que la proportion de l'espèce 2 est aussi constante :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, q(t) = q(0) = \frac{X_2(0)}{B(0)} = \frac{X_2(0)}{X_1(0) + X_2(0)}$$

□



## Chapitre 10

# Étude du chémostat avec un taux de dilution $D$ variable.

### 10.1 Introduction générale.

#### 10.1.1 De la motivation à la problématique.

Dès à présent, nous supposons que le taux de dilution  $D$  est une fonction variable du temps.

Les résultats des chapitres précédents montrent qu'une coexistence est impossible au sein du chémostat, dès lors que les conditions opératoires sont constantes, et que le mélange est homogène. Sous ces conditions, on assiste à un phénomène d'exclusion compétitive.

Dans la pratique, l'environnement **n'est pas** homogène<sup>1</sup> : nous verrons, entre autres, qu'un environnement périodiquement variable peut entraîner la coexistence des espèces, et donc « *contredire* »<sup>2</sup> le principe d'exclusion compétitive.

Supposons que les cinétiques  $\mu_i$  sont strictement croissantes et que celles-ci s'intersectent en un point exactement :

$$\exists! S^* \in \mathbb{R}_+^*, \mu_1(S^*) = \mu_2(S^*) = D^*$$

---

1. Ne serait-ce que par des changements climatiques, par exemple.

2. À prendre au sens faible : le principe d'exclusion compétitive énonce l'impossibilité de la coexistence pour un taux de dilution  $D$  constant. Notre intuition aurait pu nous pousser à affirmer que ce résultat perdurerait pour un taux  $D$  variable, ce qui n'est pas le cas.

Supposons de plus que la condition suivante est vérifiée :

$$\mu_1(S) \leq \mu_2(S) \iff S \in [0, S^*]$$

Sous ces hypothèses, ainsi que de paramètres opératoires constants, l'espèce 1 est favorisée dès lors que  $D > D^*$ , c'est-à-dire que l'espèce 1 a la plus faible *break-even concentration*.

Le lecteur aura certainement intuité que ce résultat semblerait, *a priori*, perdurer lorsque le taux de dilution  $D$  « oscille » entre des valeurs alternativement plus faibles, puis plus grandes que  $D^*$ , et inversement. L'étape la plus difficile restera de prouver ce résultat de façon rigoureuse<sup>3</sup>.

La problématique est donc la suivante : que peut-on dire de la possibilité de coexistence de deux espèces en compétition dans un chémostat, lorsque le taux de dilution est oscillant ?

### 10.1.2 Cadrage de l'étude : notations et considérations.

Nous rappelons que dans le cadre de l'évolution de deux espèces au sein d'un chémostat, le système d'équations différentielles est le suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\mu_1(S) X_1 - \mu_2(S) X_2 + D(t) (S_{in} - S) \\ \dot{X}_1 &= \mu_1(S) X_1 - D(t) X_1 \\ \dot{X}_2 &= \mu_2(S) X_2 - D(t) X_2 \end{cases}$$

Jusqu'à présent, nous avons étudié le comportement du système dynamique à un taux de dilution  $D$  constant. La nouveauté consiste à considérer un taux de dilution  $T$ -périodique (en plus des hypothèses classiques de continuité et de positivité) :

$$\exists T \in \mathbb{R}_*^+, \forall t \in \mathbb{R}^+, D(t+T) = D(t)$$

Dans les simulations numériques, nous choisirons fréquemment de prendre une sinusoïde de pulsation  $T$ , ayant une certaine moyenne  $\overline{D}$  et une certaine amplitude  $\alpha$  :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, D(t) = \overline{D} + \frac{\alpha}{2} \sin\left(2\pi \frac{t}{T}\right)$$

Enfin, nous ferons l'hypothèse que les cinétiques  $\mu_i$  sont strictement croissantes, de classe  $\mathcal{C}^1$  de  $\mathbb{R}^+$  à valeurs dans  $\mathbb{R}^+$ , et telles que  $\mu_i(0) = 0$ .

---

3. Pour une raison *simple* : les équations sont non autonomes (*i.e.* dépendantes du temps).

**Définition.** Soit  $p$  une fonction continue sur  $\mathbb{R}^+$  et à valeurs réelles. On définit la **moyenne de  $p$** , que l'on note  $\langle p \rangle$ , comme la fonction suivante :

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, \quad \langle p \rangle (t) := \frac{1}{t} \int_0^t p(\xi) d\xi$$

Dans le cadre d'une fonction périodique, la définition précédente s'affine légèrement, comme suit.

**Définition.** Soit  $p$  une fonction  $T$ -périodique, continue sur  $[0, T] \subset \mathbb{R}$  et à valeurs dans  $\mathbb{R}$ . On appelle **moyenne de  $p$** , que l'on note  $\langle p \rangle$ , la quantité suivante :

$$\langle p \rangle := \frac{1}{T} \int_0^T p(\xi) d\xi$$

## 10.2 Un premier résultat sur le lessivage.

Proposons d'ores et déjà un lemme, qui présente une condition suffisante pour obtenir le lessivage d'une espèce dans le chimostat.

**Lemme.** *Considérons 2 espèces au sein d'un chimostat, dont le taux de dilution considéré est  $T$ -périodique. Supposons que l'espèce  $i$ , vérifie l'inéquation suivante :*

$$\mu_i(S_{in}) \leq \langle D \rangle \tag{10.2.1}$$

*Alors cette espèce  $i$  s'éteint avec le temps, i.e. :*

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

*Démonstration.* La preuve se base sur l'étude approfondie de l'équation suivante :

$$\dot{X}_i = (\mu_i(S_{in} - X_1 - X_2) - D) X_i \tag{10.2.2}$$

Cette équation n'est rien d'autre que l'équation différentielle portant sur  $X_i$  appliquée au système « limite ». En effet, rappelons rapidement que les solutions du système différentiel du chémostat approchent de façon exponentiellement asymptotique le plan défini par :

$$S + X_1 + X_2 = S_{in}$$

De l'équation 10.2.2 vient l'implication triviale suivante :

$$X_i(0) = 0 \implies \forall t \in \mathbb{R}^+, X_i(t) = 0$$

et ainsi, la conclusion est évidente.

Désormais, supposons que  $X_i(0) > 0$ . De l'équation 8.0.1 vient l'égalité suivante :

$$\frac{dX_i(t)}{X_i(t)} = (\mu_i(S(t)) - D(t)) dt \quad (10.2.3)$$

Donnons-nous  $n \in \mathbb{N}$ ,  $t_0 \in \mathbb{R}^+$ , et intégrons l'équation précédente. L'intégration du membre de gauche nous conduit à écrire :

$$\int_{X_i(t_0+nT)}^{X_i(t_0+(n+1)T)} \frac{dX_i(t)}{X_i(t)} = \ln[X_i(t_0 + (n+1)T)] - \ln[X_i(t_0 + nT)]$$

Intégrons maintenant le membre de droite, pour écrire :

$$\begin{aligned} \int_{t_0+nT}^{t_0+(n+1)T} (\mu_i(S(t)) - D(t)) dt &= \int_{t_0+nT}^{t_0+(n+1)T} (\mu_i(S_{in} - X_1(t) - X_2(t)) - D(t)) dt \\ &< \int_{t_0+nT}^{t_0+(n+1)T} (\mu_i(S_{in}) - D(t)) dt \\ &= \int_0^T (\mu_i(S_{in}) - D(t)) dt \end{aligned}$$

où l'on a utilisé respectivement l'écriture du système limite, la positivité des quantités  $X_i$  et la croissance de la cinétique  $\mu_i$ , ainsi que la  $T$ -périodicité de  $D$ . Ce calcul s'achève en écrivant :

$$\begin{aligned} \int_{t_0+nT}^{t_0+(n+1)T} (\mu_i(S(t)) - D(t)) dt &< T(\mu_i(S_{in}) - \langle D \rangle) \\ &< \alpha T \\ &< 0 \end{aligned}$$

en posant  $\alpha := \mu_i(S_{in}) - \langle D \rangle$ , qui est négatif par l'hypothèse 10.2.1.

Enfin, de l'équation 10.2.3, il s'ensuit que :

$$\forall n \in \mathbb{N}, \ln [X_i(t_0 + (n+1)T)] - \ln [X_i(t_0 + nT)] < \alpha T$$

La suite  $(X_i(t_0 + nT))_{n \in \mathbb{N}}$  étant décroissante, à valeurs réelles strictement positives, elle sera nécessairement convergente. On peut donc écrire que :

$$\exists l \in \mathbb{R}, \lim_{n \rightarrow +\infty} X_i(t_0 + nT) = \lim_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) = l \geq 0$$

La suite de la preuve utilise un raisonnement par l'absurde : supposons que  $l \neq 0$ , c'est-à-dire que  $l > 0$ .

Utilisons l'inéquation suivante :

$$\forall n \in \mathbb{N}, \ln [X_i(t_0 + (n+1)T)] - \ln [X_i(t_0 + nT)] < \alpha T$$

que l'on passe à la limite, par continuité de  $X_i$  et de  $\ln$ . Ceci donne :

$$\ln [l] - \ln [l] \leq \alpha T$$

Puisque  $T > 0$ , on obtient ainsi :

$$0 \leq \alpha$$

On aboutit donc à une contradiction puisque  $\alpha < 0$  par l'hypothèse 10.2.1. Par conséquent, on en déduit que  $l = 0$ , et ce pour toute condition initiale  $t_0 \in \mathbb{R}^+$ , ce qui achève la démonstration.  $\square$

## 10.3 Exposé des principaux points d'intérêt.

### 10.3.1 Redéfinition du paramètre « *break-even concentration* ».

Dans le cadre d'une cinétique de type « Monod », on peut redéfinir la *break-even concentration* lorsque le taux de dilution  $D$  est une fonction variable du temps.



**Définition.** Lorsque la cinétique  $\mu$  d'une espèce suit une loi de Monod, et que le taux de dilution  $D$  est une fonction variable du temps, on redéfinit la *break-even concentration*, notée  $\lambda$  :

$$\lambda(t) := \frac{KD(t)}{\mu_{max} - D(t)}$$

sous réserve que  $D(t) < \mu_{max}$  pour tout  $t \in \mathbb{R}^+$ .

Dans le cadre plus général, on peut définir  $\lambda(t) := \mu^{-1}(D(t))$ , sous réserve de définition.  $\lambda$  devient ainsi une fonction dépendante du temps. Prouvons que  $\lambda$  est périodique si et seulement si le taux de dilution  $D$  l'est, à la même période.

**Lemme.** *Les propositions suivantes sont équivalentes :*

1. *Le taux de dilution  $D$  est  $T$ -périodique.*
2. *La break-even concentration  $\lambda$  est  $T$ -périodique.*

*Démonstration.* [1.  $\implies$  2.] Supposons que  $D$  est  $T$ -périodique. Prenons  $t \in \mathbb{R}^+$ . Il est évident que :

$$\lambda(t+T) = \frac{KD(t+T)}{\mu_{max} - D(t+T)} = \frac{KD(t)}{\mu_{max} - D(t)} = \lambda(t)$$

[2.  $\impliedby$  1.] La réciproque se fait sur le même principe : supposons que  $\lambda$  est  $T$ -périodique. Prenons  $t \in \mathbb{R}^+$ . On a  $\lambda(t+T) = \lambda(t)$ . Si l'on écrit :

$$\begin{cases} \lambda(t+T) &= \frac{KD(t+T)}{\mu_{max} - D(t+T)} \\ \lambda(t) &= \frac{KD(t)}{\mu_{max} - D(t)} \end{cases}$$

Alors il s'ensuit que :

$$\begin{aligned} \lambda(t+T) = \lambda(t) &\iff \frac{KD(t+T)}{\mu_{max} - D(t+T)} = \frac{KD(t)}{\mu_{max} - D(t)} \\ &\iff \frac{D(t+T)}{\mu_{max} - D(t+T)} = \frac{D(t)}{\mu_{max} - D(t)} \\ &\iff \frac{\mu_{max}}{D(t+T)} - 1 = \frac{\mu_{max}}{D(t)} - 1 \\ &\iff D(t+T) = D(t) \end{aligned}$$

Ce qui clôtüre la démonstration. □

### 10.3.2 Rappel des résultats pour un taux de dilution variable.

Dans cette section, nous avons jugé utile que le lecteur apprécierait un rappel<sup>4</sup> des résultats qui restent valables, même lorsque le taux de dilution  $D$  devient une fonction variable du temps.

**Lemme.** *Considérons le système différentiel du chémostat, où deux espèces sont en compétition sous l'effet d'un taux de dilution  $D$  variable :*

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\mu_1(S) X_1 - \mu_2(S) X_2 + D(t) (S_{in} - S) \\ \dot{X}_1 &= \mu_1(S) X_1 - D(t) X_1 \\ \dot{X}_2 &= \mu_2(S) X_2 - D(t) X_2 \end{cases} \quad (10.3.1)$$

Alors les assertions suivantes sont vraies :

- $\mathbb{R}_+^3$  est un domaine invariant par le système 10.3.1.
- $Z = S + X_1 + X_2 - S_{in}$  satisfait à l'équation différentielle  $\dot{Z} = -DZ$ .
- L'ensemble défini par  $S + X_1 + X_2 = S_{in}$  ( $Z = 0$ ) est attractant.
- Les quantités  $S$ ,  $X_1$  et  $X_2$  sont bornées.

### 10.3.3 Système différentiel du chémostat en temps « lent/rapide ».

Donnons d'autres expressions du système 10.3.1, qui traduiront alternativement le côté « temps lent » ou « temps rapide » du taux de dilution  $D$ . En « temps lent », le système est équivalent, en posant  $t = \varepsilon\tau$  (le but sera, *a posteriori*, de faire tendre  $\varepsilon$  vers 0), à :

$$\begin{cases} \varepsilon \frac{dS}{d\tau} &= -\mu_1(t, S) X_1 - \mu_2(t, S) X_2 + D(t) (S_{in} - S) \\ \varepsilon \frac{dX_1}{d\tau} &= \mu_1(t, S) X_1 - D(t) X_1 \\ \varepsilon \frac{dX_2}{d\tau} &= \mu_2(t, S) X_2 - D(t) X_2 \end{cases}$$

Tandis qu'en « temps rapide », en posant  $\tau = t/\varepsilon$  (le but sera, *a posteriori*, de faire tendre  $\varepsilon$  vers 0), on obtient :

$$\begin{cases} \frac{dS}{d\tau} &= -\mu_1(\varepsilon\tau, S) X_1 - \mu_2(\varepsilon\tau, S) X_2 + D(\varepsilon\tau) (S_{in} - S) \\ \frac{dX_1}{d\tau} &= \mu_1(\varepsilon\tau, S) X_1 - D(\varepsilon\tau) X_1 \\ \frac{dX_2}{d\tau} &= \mu_2(\varepsilon\tau, S) X_2 - D(\varepsilon\tau) X_2 \end{cases}$$

4. Sans démonstrations (à cet effet, nous renvoyons le lecteur au chapitre 9).

## 10.4 De l'existence de solutions périodiques.

En ce qui concerne le cas où  $D$  est une fonction périodique du temps, nous ne pouvons pas définir d'équilibre pour le système dynamique du chémostat. L'analogie des équilibres dans le cas où  $D$  est une fonction périodique est la recherche de solutions périodiques. C'est ce que nous allons faire à partir de maintenant.

**Lemme.** *Le système dynamique du chémostat admet des solutions périodiques, de même période que le taux de dilution.*

*Démonstration.* Appelons  $T$  la période du taux de dilution. Le système dynamique du chémostat est un système de la forme :

$$\dot{X} = f(t, X)$$

où  $f$  est  $T$ -périodique en temps, mesurable en temps et lipschitzienne suivant sa seconde variable. Fixons une condition initiale  $X_0 := X(0) \in \mathbb{R}^+$ . L'application :

$$\phi : X_0 \mapsto X_{(0, X_0)}(T)$$

est continue, où  $X_{(0, X_0)}(T)$  désigne la valeur prise en  $t = T$  par la solution  $X$  du système dynamique du chémostat ayant pour condition initiale  $X(0) = X_0$ .

Nous savons qu'il existe un compact convexe invariant par la dynamique du chémostat. Ce compact convexe, que l'on notera  $K$ , est défini comme :

$$K := \{(S, X_1, X_2) \in \mathbb{R}_+^3, X_i \geq 0, S + X_1 + X_2 \leq S_{in}\}$$

et l'application du théorème du point fixe de Brouwer nous donne l'existence d'un point fixe de l'application  $\phi$ . Autrement dit, il existe  $X_0^* \in K$  tel que  $X_{(0, X_0^*)}(T) = X_0^*$ .

Le système dynamique du chémostat étant  $T$ -périodique en temps, s'il existe une condition initiale  $(0, X(0))$  telle que la solution  $X$  vérifie  $X(T) = X(0)$  à l'instant  $T$ , alors le problème avec la nouvelle condition initiale  $(T, X(T))$  admet une solution  $X$  vérifiant  $X(t) = X(t - \tau)$  pour tout  $t \in ]T, 2T[$  via le changement de variables  $\tau = t - T$  et l'argument de périodicité du système dynamique.  $\square$





# Bibliographie

- [Ajb12] A. Ajbar, K. Alhumaizi, *Dynamic of the Chemostat : A Bifurcation Theory Approach*, CRC Press, 2012.
- [Arm80] R. A. Armstrong, R. McGehee, *Competitive Exclusion*, American Naturalist, Vol. 115, Issue 2, 1980, p. 151-170.
- [But85] G. J. Butler, G. S. K. Wolkowicz, *A Mathematical Model of the Chemostat with a General Class of Functions Describing Nutrient Uptake*, SIAM Journal on Applied Mathematics, Vol. 45, No. 1, 1985, p. 138-151.
- [Gou09] S. Gourmelen, H. Wadi, *Équations différentielles : théorie, algorithmes et modèles*, Éditions Hermann, 2009.
- [Gri01] J. P. Grivet, *Nonlinear population dynamics in the chemostat*, Computing in Science & Engineering 3, 2001, p. 48-55.
- [Han80] S. R. Hansen, S. P. Hubbell, *Single-Nutrient Microbial Competition : Qualitative Agreement between Experimental and Theoretically Forecast Outcomes*, Science, New Series, Vol. 207, No. 4438, 1980, p. 1491-1493.
- [Har60] G. Hardin, *The Competitive Exclusion Principle*, Science, New Series, Vol. 131, No. 3409, 1960, p. 1292-1297.
- [Hsu77] S. B. Hsu, S. Hubbell, P. Waltman, *A Mathematical Theory for Single-Nutrient Competition in Continuous Cultures of Micro-Organisms*, SIAM Journal on Applied Mathematics, Vol. 32, No. 2, 1977, p. 366-383.
- [Hsu78] S. B. Hsu, *Limiting behavior for competing species*, SIAM Journal on Applied Mathematics, Vol. 34, No. 4, 1978.
- [Koc98] A. L. Koch, J. A. Robinson, G. A. Milliken, *Mathematical Modeling in Microbial Ecology*, Chapman & Hall, 1998.
- [Li99] B. Li, *Global asymptotic behavior of the Chemostat : General Response Functions and different removal rates*, SIAM Journal on Applied Mathematics, Vol. 59, Issue 2, 1999, p. 411-422.
- [Lob13] C. Lobry, *La compétition dans le chémostat*, TVC 81 : Des Nombres et des Mondes, 2013.
- [Mar03] C. M. Marle, *Systèmes dynamiques : une introduction*, Éditions Ellipses, 2003.
- [Mon42] J. Monod, *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes*, Éditions Hermann, 1942.

- [Mon50] J. Monod, *La technique de culture continue, théorie et applications*, Ann. Inst. Pasteur, Vol. 79, 1950, p. 390-410.
- [Nov50] A. Novick, L. Szilard, *Description of the Chemostat*, Science, No. 112, 1950, p. 715-716.
- [Pac12] J. L. Pac, *Systèmes dynamiques*, Éditions Dunod, 2012.
- [Pan95] N. S. Panikov, *Microbial Growth Kinetics*, Chapman & Hall, 1995.
- [Rei89] H. Reinhard, *Équations différentielles : fondements et applications*, Éditions Dunod, 1989.
- [Sar09] T. Sari, C. Lobry, A. Rapaport, *Competition in the chemostat in a slowly oscillating environment*, Séminaire du projet MERE, Montpellier, 2009.
- [Sar10] T. Sari, *Une introduction à la théorie du chémostat*, École Treasure et Aires-Sud, Tlemcen, 2010.
- [Sar11] T. Sari, *Competitive exclusion for chemostat equations with variable yields*, Actea Applicandae Mathematicae 123, Vol. 1, 2012, p. 201-219.
- [Smi01] H. L. Smith, *Bacterial Growth*, Arizona School of Mathematical and Statistical Sciences, 2001.
- [Smi11] H. L. Smith, H. R. Thieme, *Dynamical Systems and Population Persistence*, American Mathematical Society, 2011.
- [Smi12] H. L. Smith, *Modeling Microbial Populations in the Chemostat*, Mathematical and Theoretical Biology Institute of Arizona, 2012.
- [Smi95] H. L. Smith, P. Waltman, *The theory of the chemostat : Dynamics of microbial competition*, Cambridge University Press, 1995.
- [Wol92] G. S. K. Wolkowicz, Z. Lu, *Global Dynamics of a Mathematical Model of Competition in the Chemostat : General Response Functions and Differential Death Rates*, SIAM Journal on Applied Mathematics, Vol. 52, No. 1, 1992, p. 222-233.
- [Wol97] G. S. K. Wolkowicz, H. Xia, S. Ruan, *Competition in the Chemostat : a Distributed Delay Model and its Global Asymptotic Behavior*, SIAM Journal on Applied Mathematics, Vol. 57, 1997, p. 1281-1310.

# Index

- équilibre, 21
- équilibre asymptotiquement stable, 23
- équilibre attractif, 22
- équilibre exponentiellement stable, 23
- équilibre globalement asymptotiquement stable, 23
- équilibre globalement exponentiellement stable, 23
- équilibre hyperbolique, 23
- équilibre instable, 22
- équilibre répulsif, 22
- équilibre stable, 22
  
- bassin d'attraction, 22
- bistabilité, 44
- break-even concentration, 31
  
- Cauchy-Lipschitz, 16
- croissance logistique, 5
  
- diagramme opératoire, 39
- domaine invariant, 24
- domaine positivement invariant, 24
- Dulac-Bendixson (critère), 26
- durée de vie, 20
  
- ensemble  $\alpha$ -limite, 25
- ensemble  $\omega$ -limite, 25
- exclusion compétitive (principe), 10
  
- flot, 19
  
- Gause (principe), 10
  
- Haldane (cinétique de), 7
- Hartman-Grobman (théorème), 61
  
- isocline, 30
  
- lessivage, 10
- Liapunov (fonction), 24
- Liapunov (théorème), 24, 62
  
- Michaelis-Menten (loi), 6
- Monod (cinétique de), 6
  
- orbite, 14
- orbite périodique, 26
  
- point régulier, 21
- portrait de phase, 14
  
- réceptif d'alimentation, 9
- réceptif de collection, 10
- réceptif de culture, 9
  
- système dynamique, 13
  
- trajectoire, 14





Cinquième partie

Appendices.



## Annexe A

# Programmes Matlab <sup>®</sup> utilisés.

Deux programmes ont été réalisés sous Matlab <sup>®</sup>.

### A.0.1 Programme chemoprog.m.

Ce programme constitue le « cœur » de notre étude Matlab <sup>®</sup>. Une fois que l'utilisateur a rentré tous les paramètres intervenant dans les équations du chémostat, celui-ci les résout numériquement avec deux solveurs (`ode45` et `ode113`), et affiche enfin les évolutions temporelles des populations et du substrat, ainsi que les courbes de croissance de type Monod.

```
% On vide tout le "Matlab Workspace".
% On affiche également un petit message de bienvenue pour expliquer
% l'utilité du programme.

clc;
clf;
close;
clear all;

disp(' ')
disp('/-----\')
disp('|          /-----\          |')
disp('|          | RÉOLUTION NUMÉRIQUE DES ÉQUATIONS RÉGISSANT LE |          |')
disp('|          |          MODÈLE DU CHÉMOSTAT          |          |')
```

```

disp('|          \-----/          |')
disp('|          |          |')
disp('| Projet de M1 Mathématiques - Statistiques et Applications. |')
disp('| Kevin CAUVIN et Romaric CONDÉ. Année universitaire 2013-2014. |')
disp('|          |          |')
disp('| Cette fonction résout numériquement les équations du chémostat, avec |')
disp('| les solveurs ode45 (Runge-Kutta 4-5) et ode113 (Adams) de Matlab. |')
disp('\-----/')
disp(' ')
disp('Appuyez sur une touche pour continuer.')
```

pause

clc

% Les paramètres de l'équation seront données dans une directive "global".

```

global S_in mu1_max mu2_max KS_1 KS_2 D
```

% Ici, on demande les paramètres et les conditions initiales.

```

disp(' ');

disp(' [Étape 1] Paramètres du chémostat.');
```

```

prompt_S_in = '- Quelle valeur souhaitez-vous attribuer à S_in ?          ';
S_in = input(prompt_S_in);
if isempty(S_in)
warning(' !\ S_in doit être entré.')
```

```

break
end
```

```

prompt_S_0 = '- Quelle valeur souhaitez-vous affecter à S_0 ?          ';
S_0 = input(prompt_S_0);
if isempty(S_0)
warning(' !\ S_0 doit être entré.')
```

```

break
end
```

```

disp('- Donnez l''expression du taux de dilution.')
```

```

prompt_D = ' Votre commande doit impérativement commencer par @(t). ';
D = input(prompt_D);
if isempty(D)
warning(' !\ Vous devez rentrer une valeur pour D.')
```

```

break
end
```

```

disp(' ');
disp(' [Étape 2] Paramètres concernant "Espèce 1". ');

prompt_mu1_max = '- Quelle valeur souhaitez-vous attribuer à mu1_max ?      ';
mu1_max = input(prompt_mu1_max);
if isempty(mu1_max)
warning('  !\ mu1_max doit être entré. ')
break
end

prompt_KS_1 = '- Quelle valeur souhaitez-vous attribuer à KS_1 ?          ';
KS_1 = input(prompt_KS_1);
if isempty(KS_1)
warning('  !\ KS_1 doit être entré. ')
break
end

prompt_X1_0 = '- Quelle valeur souhaitez-vous affecter à X1_0 ?          ';
X1_0 = input(prompt_X1_0);
if isempty(X1_0)
warning('  !\ X1_0 doit être entré. ')
break
end

disp(' ');
disp(' [Étape 3] Paramètres concernant "Espèce 2". ');

prompt_mu2_max = '- Quelle valeur souhaitez-vous attribuer à mu2_max ?      ';
mu2_max = input(prompt_mu2_max);
if isempty(mu2_max)
warning('  !\ mu2_max doit être entré. ')
break
end

prompt_KS_2 = '- Quelle valeur souhaitez-vous attribuer à KS_2 ?          ';
KS_2 = input(prompt_KS_2);
if isempty(KS_2)
warning('  !\ KS_2 doit être entré. ')
break
end

prompt_X2_0 = '- Quelle valeur souhaitez-vous affecter à X2_0 ?          ';
X2_0 = input(prompt_X2_0);
if isempty(X2_0)
warning('  !\ X2_0 doit être entré. ')

```

```

break
end

disp(' ');
disp(' [Étape 4] Simulation numérique. ');

prompt_t_final = '- Entrez le temps final utilisé pour la simulation.      ';
t_final = input(prompt_t_final);
if isempty(t_final)
warning(' !\ t_final doit être entré. ')
break
end

disp(' ');
clear prompt_*

% Début du chronométrage.

tic

% On demande maintenant la résolution en utilisant plusieurs solveurs de Matlab.
% On utilisera :
% - ode45 (Méthode de Runge-Kutta d'ordre 4-5),
% - ode113 (Méthode d'Adams-Moulton).

[t45,y45] = ode45 ('chemo', [0 t_final], [S_0 X1_0 X2_0]);
[t113,y113] = ode113('chemo', [0 t_final], [S_0 X1_0 X2_0]);

% Extraction des résultats.

S_45 = y45(:,1);
X1_45 = y45(:,2);
X2_45 = y45(:,3);

S_113 = y113(:,1);
X1_113 = y113(:,2);
X2_113 = y113(:,3);

% Tracé de la solution S(t), X1(t) et X2(t) en fonction de t, sur un même graphe.
% On tracera les solutions obtenues avec ode45 et ode113.

hold on
close;

figure('Name','Résolution numérique des équations du chémostat avec
deux solveurs.','NumberTitle','off')

```

```

subplot(1,2,1)
plot(t45,y45(:,1),'r',t45,y45(:,2),'-b',t45,y45(:,3),'g')
title('Résolution numérique - solveur ode45.')
xlabel('Temps (t).');
ylabel('Évolution.');
```

legend('S(t)', 'X1(t)', 'X2(t)')

```

subplot(1,2,2)
plot(t113,y113(:,1),'r',t113,y113(:,2),'-b',t113,y113(:,3),'g')
title('Résolution numérique - solveur ode113.')
xlabel('Temps (t).');
ylabel('Évolution.');
```

legend('S(t)', 'X1(t)', 'X2(t)')

```

hold off

% Compléments :

figure('Name','Courbes de croissance de Monod des deux espèces.','NumberTitle','off')

hold on

Smonod = linspace(0,S_in);
mu1 = mu1_max .* Smonod ./ (KS_1 + Smonod);
mu2 = mu2_max .* Smonod ./ (KS_2 + Smonod);

plot(Smonod,mu1,'r',Smonod,mu2,'b')
title('Courbes de croissance de Monod des deux espèces.')
xlabel('Quantité de substrat (S).');
ylabel('Courbe de croissance (mu).');
```

legend('Espèce 1', 'Espèce 2')

```

clear Smonod mu1 mu2

hold off

% Fin du chronométrage.

toc

disp(' ');
```



## A.0.2 Programme chemo.m.

On y trouvera, au sein de ce court programme, les équations différentielles régissant l'évolution de deux espèces au sein d'un chémostat.

```
function ypoint = chemo(t,y)

% /-----\
% |         /-----\
% |         | RÉOLUTION NUMÉRIQUE DES ÉQUATIONS RÉGISSANT LE |
% |         |         MODÈLE DU CHÉMOSTAT                     |
% |         \-----/
% |
% | Projet de M1 Mathématiques - Statistiques et Applications.
% | Kevin CAUVIN MIGLIORE et Romaric CONDÉ.
% | Année universitaire 2013-2014.
% |
% | Cette fonction chemo définit les équations du chémostat.
% \-----/

% Les paramètres de l'équation seront données dans une directive "global".

global S_in mu1_max mu2_max KS_1 KS_2 D

% Définition du système différentiel.
% On désignera par ypoint(i) la dérivée de y(i), pour i=1..3.
% y(1), y(2) et y(3) désignent respectivement les variables S(t), X1(t) et X2(t).

ypoint(1) = (-mu1_max*y(1)/(KS_1 + y(1))) * y(2) +
            (-mu2_max*y(1)/(KS_2 + y(1))) * y(3) + D(t) * (S_in - y(1));
ypoint(2) = ( mu1_max*y(1)/(KS_1 + y(1))) * y(2) - D(t) * y(2) ;
ypoint(3) = ( mu2_max*y(1)/(KS_2 + y(1))) * y(3) - D(t) * y(3) ;

% Transposition du système défini.

ypoint = ypoint';

end
```

## Annexe B

# Simulations numériques et captures d'écran.

Dans cette section, nous recensons toutes les simulations numériques, afin d'illustrer plusieurs des (multiples!) différents cas possibles pour un système du chémostat à deux espèces.

### B.0.3 Une des deux espèces s'éteint - $D$ périodique.

Commençons par un cas où l'on choisit deux espèces ayant leurs courbes de Monod qui s'intersectent. On choisira un taux de dilution  $D$  périodique, où une des deux espèces s'éteint.

Nous avons pris le jeu de paramètres suivant :

$$\begin{cases} S_{in} &= 3 \\ S_0 &= 4 \\ D(t) &= 1 + \frac{1}{2} \cos(3t) \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^1 &= 2.35 \\ K_S^1 &= 1.27, \\ X_1(0) &= 1.76 \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^2 &= 4.04 \\ K_S^2 &= 3.15 \\ X_2(0) &= 2.08 \end{cases}$$

et utilisé les solveurs *ode45* et *ode113* de Matlab suivant le programme *chemoprog.m* présenté ci-avant. Nous avons arrêté notre simulation à  $T_{fin} = 80$ .

Le système à résoudre numériquement est donc le suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{2.35S}{1.27+S}X_1 - \frac{4.04S}{3.15+S}X_2 + \left(1 + \frac{1}{2} \cos(3t)\right) (3 - S) \\ \dot{X}_1 &= \frac{2.35S}{1.27+S}X_1 - \left(1 + \frac{1}{2} \cos(3t)\right) X_1 \\ \dot{X}_2 &= \frac{4.04S}{3.15+S}X_2 - \left(1 + \frac{1}{2} \cos(3t)\right) X_2 \end{cases}$$

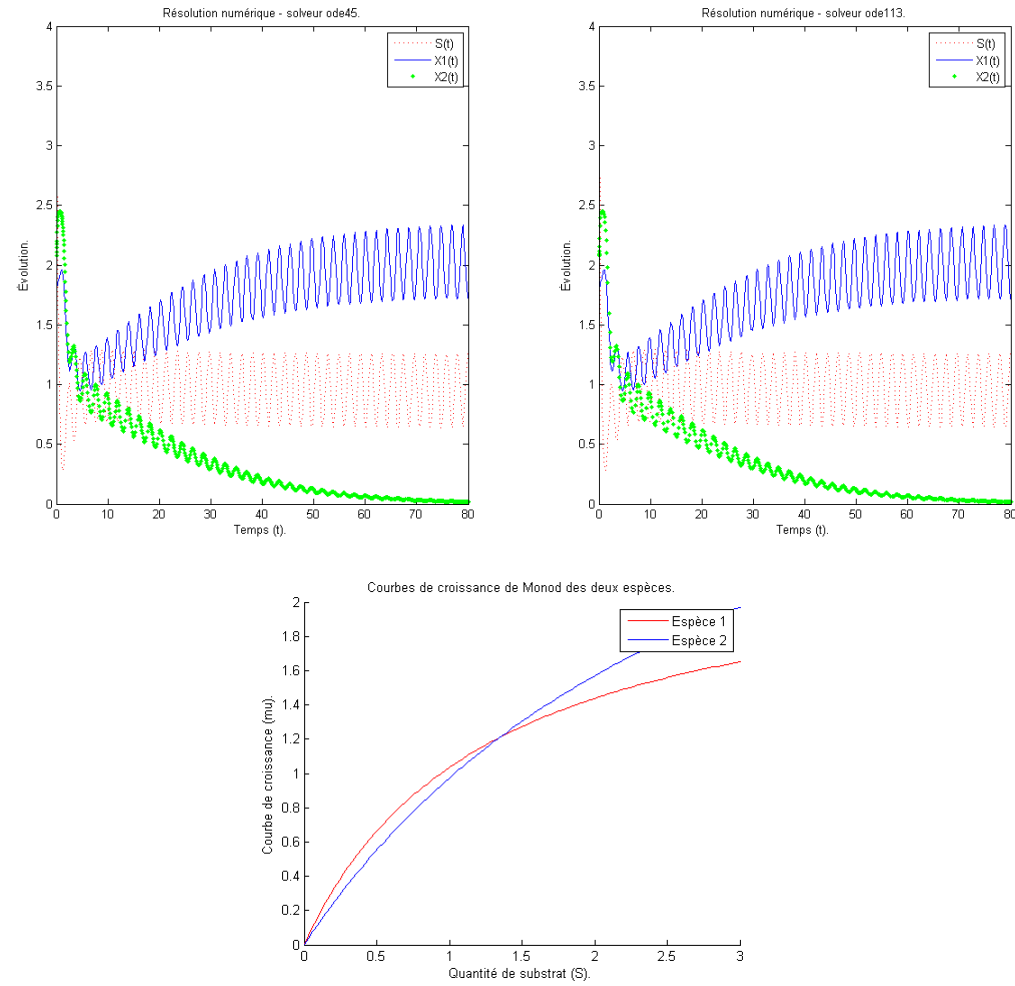


FIGURE B.0.1 – Cas n°1 : Une des deux espèces s'éteint -  $D$  périodique.

#### B.0.4 Une des deux espèces s'éteint - $D$ constant.

Continuons notre étude de cas. Choisissons deux espèces ayant leurs courbes de Monod qui ne s'intersectent jamais (sauf en  $(0,0)$ ). On choisira un taux de dilution  $D$  constant, cette fois-ci, et où une des deux espèces seulement s'éteint.

Nous avons pris le jeu de paramètres suivant :

$$\begin{cases} S_{in} &= 3 \\ S_0 &= 2.5, \\ D(t) &= 2 \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^1 &= 3.2 \\ K_S^1 &= 1.2, \\ X_1(0) &= 2.4 \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^2 &= 2.6 \\ K_S^2 &= 2.8 \\ X_2(0) &= 1 \end{cases}$$

et utilisé les solveurs *ode45* et *ode113* de Matlab suivant le programme *chemoprog.m* présenté ci-avant. Nous avons arrêté notre simulation à  $T_{fin} = 50$ .

Le système à résoudre numériquement est donc le suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{3.2S}{1.2+S}X_1 - \frac{2.6S}{2.8+S}X_2 + 2(3 - S) \\ \dot{X}_1 &= \frac{3.2S}{1.2+S}X_1 - 2X_1 \\ \dot{X}_2 &= \frac{2.6S}{2.8+S}X_2 - 2X_2 \end{cases}$$

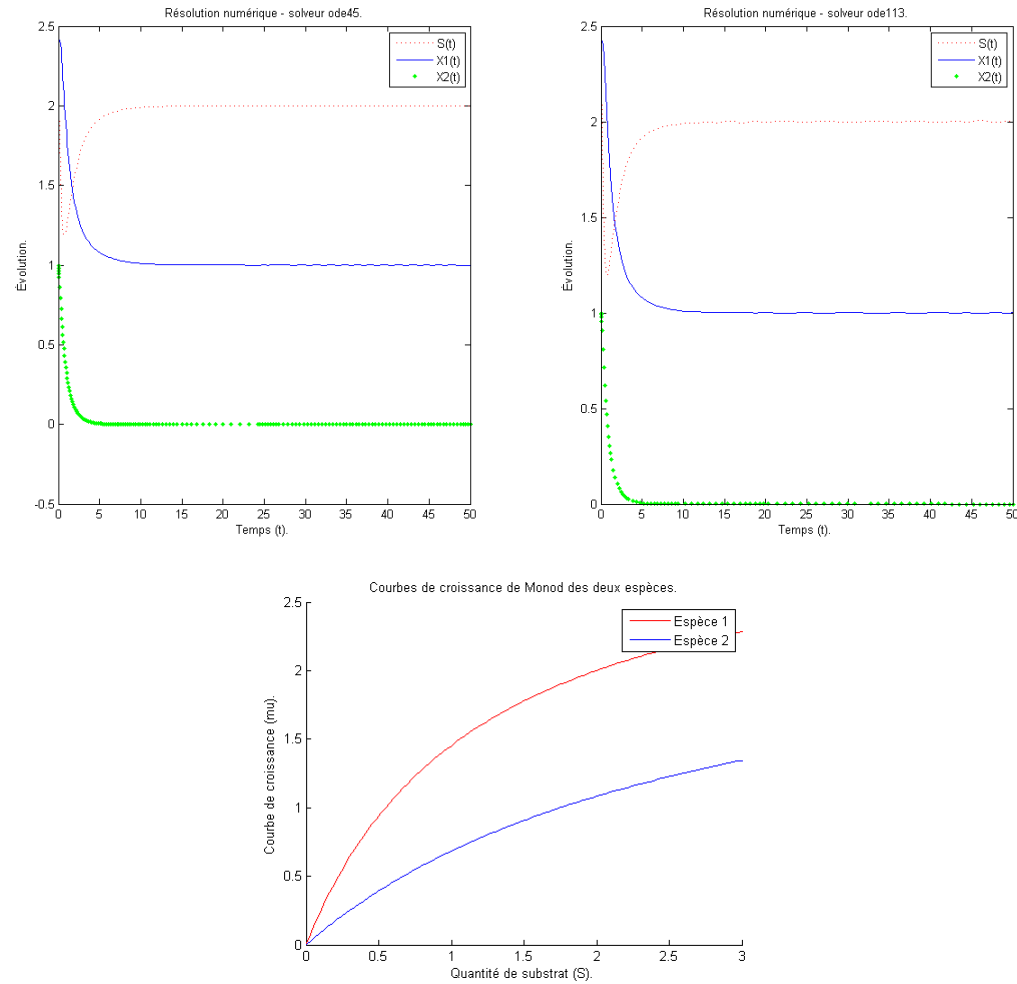


FIGURE B.0.2 – Cas n°2 : Une des deux espèces s'éteint -  $D$  constant.

### B.0.5 Lessivage des deux espèces - $D$ périodique.

Maintenant, nous choisirons deux espèces ayant leurs courbes de Monod qui ne s'intersectent jamais (sauf en  $(0,0)$ ), ainsi qu'un taux de dilution  $D$  périodique, où l'on assistera à l'extinction des deux espèces (c'est le phénomène de lessivage).

Nous avons pris le jeu de paramètres suivant :

$$\begin{cases} S_{in} &= 2.4 \\ S_0 &= 1.6 \\ D(t) &= 2.5 + \sin(5t + \pi/16) \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^1 &= 1.5 \\ K_S^1 &= 2 \\ X_1(0) &= 1 \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^2 &= 1 \\ K_S^2 &= 2 \\ X_2(0) &= 1.85 \end{cases}$$

et utilisé les solveurs *ode45* et *ode113* de Matlab suivant le programme *chemoprog.m* présenté ci-avant. Nous avons arrêté notre simulation à  $T_{fin} = 5$ .

Le système à résoudre numériquement est donc le suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{1.5S}{2+S}X_1 - \frac{S}{2+S}X_2 + (2.5 + \sin(5t + \pi/16))(2.4 - S) \\ \dot{X}_1 &= \frac{1.5S}{2+S}X_1 - (2.5 + \sin(5t + \pi/16))X_1 \\ \dot{X}_2 &= \frac{S}{2+S}X_2 - (2.5 + \sin(5t + \pi/16))X_2 \end{cases}$$

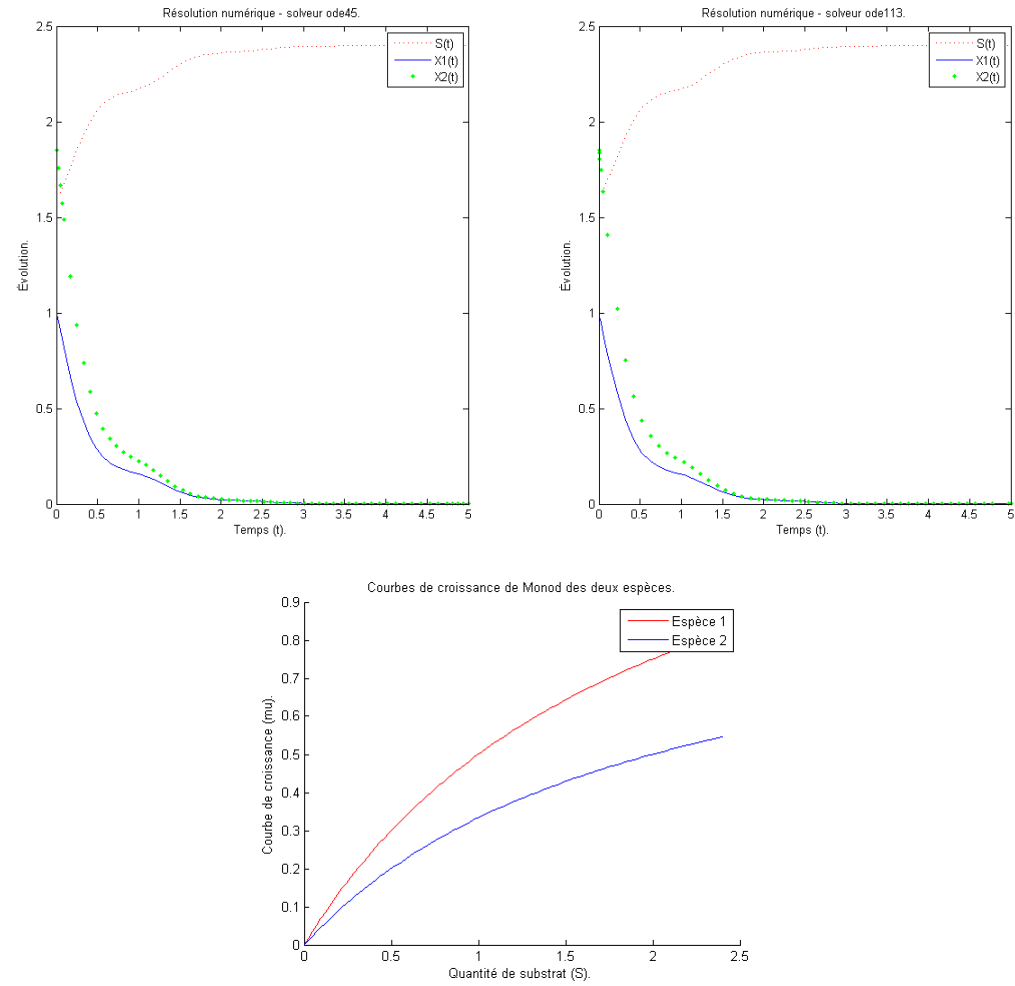


FIGURE B.0.3 – Cas n°3 : Lessivage des deux espèces -  $D$  périodique.



### B.0.6 Lessivage des deux espèces - $D$ constant.

De la même façon, nous choisirons un taux de dilution  $D$  constant, où les deux espèces s'éteignent avec le temps (lessivage des deux espèces). Les courbes de Monod seront choisies de telle sorte à ne pas s'intersecter.

Nous avons pris le jeu de paramètres suivant :

$$\begin{cases} S_{in} &= 1.2 \\ S_0 &= 1.6, \\ D(t) &= 6 \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^1 &= 1.8 \\ K_S^1 &= 0.4, \\ X_1(0) &= 0.7 \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^2 &= 2 \\ K_S^2 &= 1 \\ X_2(0) &= 1.5 \end{cases}$$

et utilisé les solveurs *ode45* et *ode113* de Matlab suivant le programme *chemoprog.m* présenté ci-avant. Nous avons arrêté notre simulation à  $T_{fin} = 5$ .

Le système à résoudre numériquement est donc le suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{1.8S}{0.4+S}X_1 - \frac{2S}{1+S}X_2 + 6(1.2 - S) \\ \dot{X}_1 &= \frac{1.8S}{0.4+S}X_1 - 6X_1 \\ \dot{X}_2 &= \frac{2S}{1+S}X_2 - 6X_2 \end{cases}$$

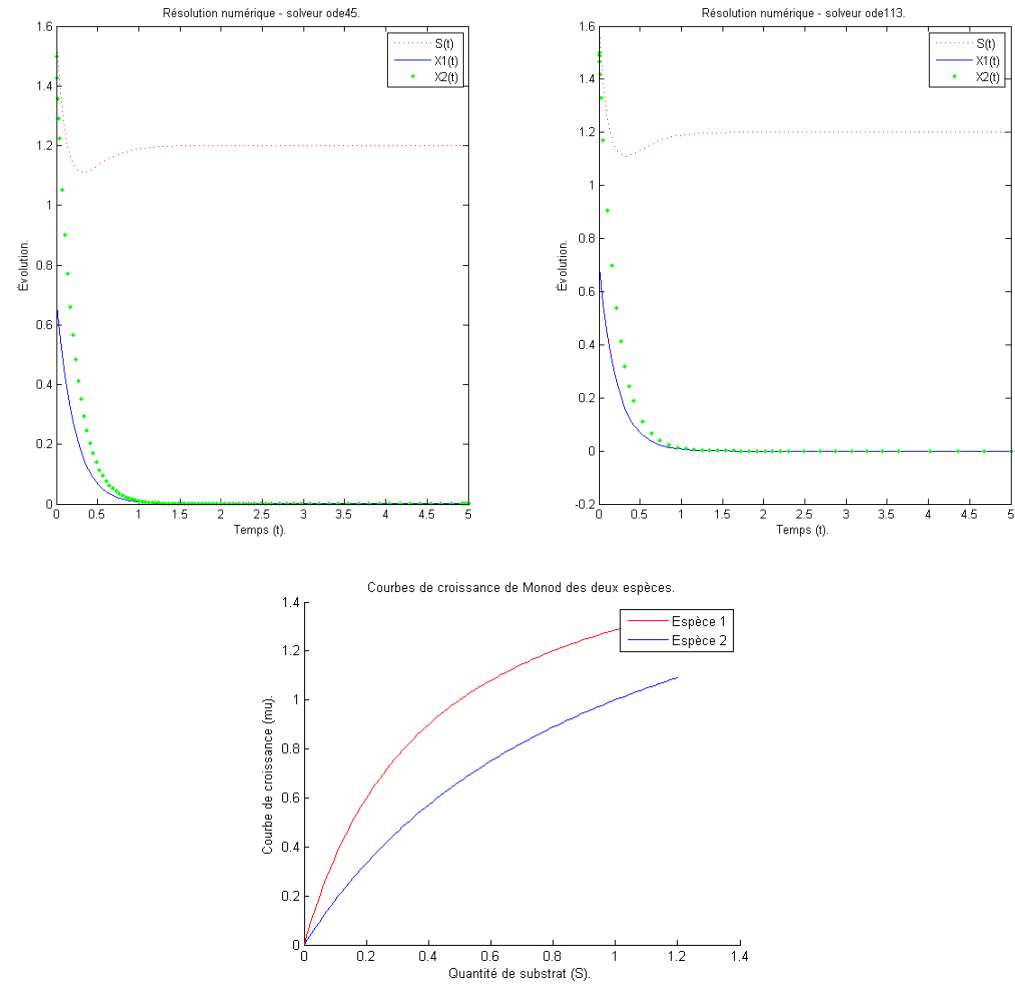


FIGURE B.0.4 – Cas n°4 : Lessivage des deux espèces -  $D$  constant.

### B.0.7 Survie des deux espèces - $D$ périodique.

Enfin, pour clôturer ces études de cas, nous choisirons deux espèces ayant leurs courbes de Monod qui s'intersectent. Le taux de dilution  $D$  sera choisi périodique et on assistera à la coexistence des deux espèces. Nous rappelons que nous ne pourrons faire cette étude lorsque  $D$  est choisi constant, en vertu du principe d'exclusion compétitive.

Nous avons pris le jeu de paramètres suivant :

$$\begin{cases} S_{in} &= 1 \\ S_0 &= 0.05 \\ D(t) &= 1 + 0.1 \sin(t) \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^1 &= 1.155 \\ K_S^1 &= 0.05 \\ X_1(0) &= 0.4283661 \end{cases}, \begin{cases} \mu_{max}^2 &= 3 \\ K_S^2 &= 0.65 \\ X_2(0) &= 0.2878206 \end{cases}$$

et utilisé les solveurs *ode45* et *ode113* de Matlab suivant le programme *chemoprog.m* présenté ci-avant. Nous avons arrêté notre simulation à  $T_{fin} = 50$ .

Le système à résoudre numériquement est donc le suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{1.155S}{0.05+S}X_1 - \frac{3S}{0.65+S}X_2 + (1 + 0.1 \sin(t))(1 - S) \\ \dot{X}_1 &= \frac{1.155S}{0.05+S}X_1 - (1 + 0.1 \sin(t))X_1 \\ \dot{X}_2 &= \frac{3S}{0.65+S}X_2 - (1 + 0.1 \sin(t))X_2 \end{cases}$$

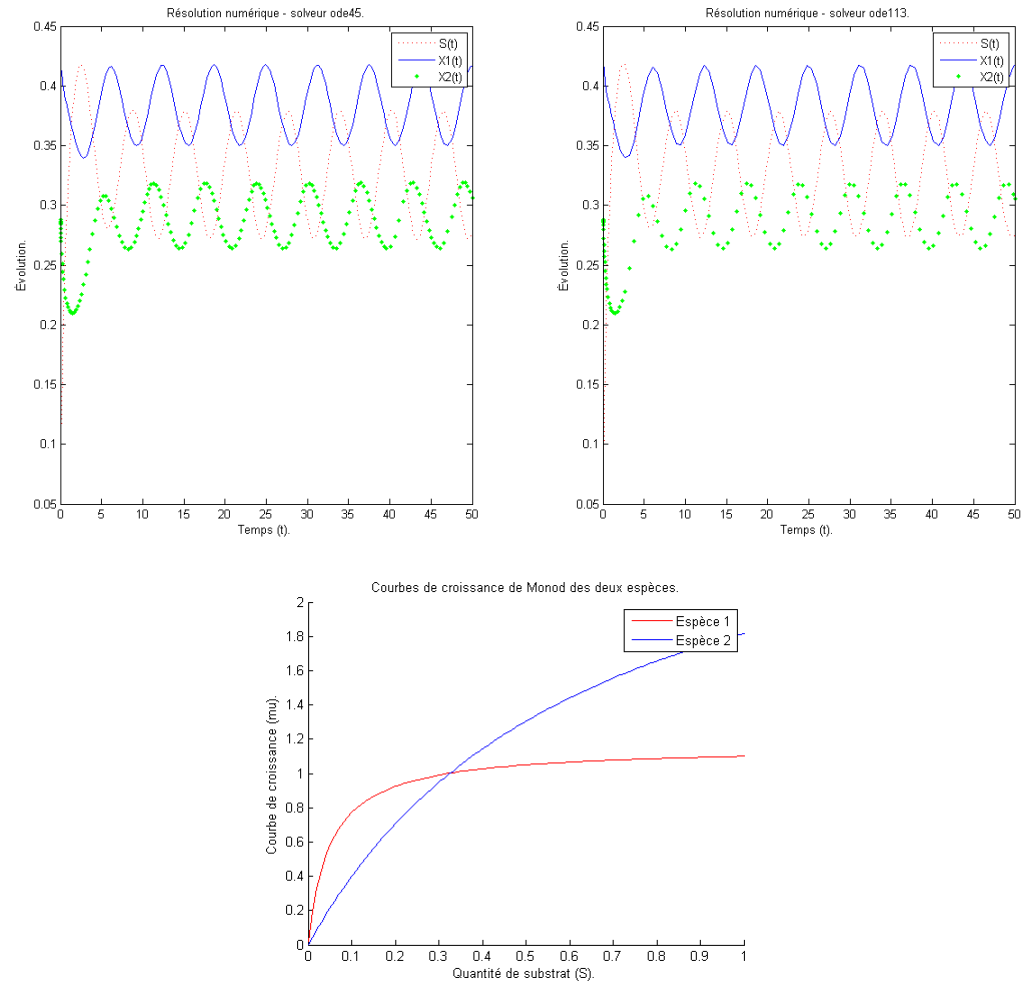


FIGURE B.0.5 – Cas n°5 : Survie des deux espèces -  $D$  périodique.

## Annexe C

# Étude Maple <sup>TM</sup>.

Parallèlement à cela, nous avons décidé de mener une partie de notre étude sous Maple <sup>TM</sup>.

