

## 6.2 Introduction

*L'étude de la coopération entre organismes vivants devient de très grand intérêt durant les dix dernières années en tant qu'une caractéristique naturellement existante [11, 13]. Evelyn Zientz et al. [106] ont souligné que les bactéries mutualistes (facultatifs ou obligatoires) peuvent être trouvées partout dans l'arbre de vie (protistes, plantes et animales) et que de telles relations biologiques pourraient avoir culminé avec l'intégration stable d'une cellule avec une autre suggéré dans la théorie endosymbiotique [68, 70]. Dans de nombreux cas, utilisant des expériences de laboratoire, il est montré que des relations mutualistes étaient obligatoires [20, 44, 73, 79, 99] ce qui s'oppose à l'exclusion compétitive. Alors, on pourrait voir de telles interactions comme un acteur majeur de bio-diversité. L'étude de cette sorte d'interaction biologique est non seulement appropriée d'un point de vue fondamental, mais aussi de point de vue ingénierie. En effet, dans beaucoup de situations pratiques, rendant la présence d'un micro-organisme, naturellement, stable dans un écosystème tandis que la plupart des tentatives pour le maintenir en jouant, seulement, sur les conditions environnementales, ont échoués. Récemment une nouvelle classe de système coopératif synthétique a été proposé. Il s'agit d'une coopération obligatoirement mutualiste appelés CosMo (cf. Shou et al. [85]). Dans ce chapitre, la levure *Saccharomyces Cerevisiae* a été génétiquement modifiée pour obtenir deux souches de non-accouplement avec des capacités métaboliques différentes pour qu'ils se comportent essentiellement comme deux espèces différentes. Plus spécifiquement, elles ont été fait pour qu'elles soient mutualistes ; la première produit une protéine nécessaire pour la croissance de la deuxième (cette synthèse est bloquée dans le métabolisme du deuxième espèce) et au contraire. Ensemble, ces deux souches forment un système coopératif qui imite un système de mutualisme obligatoire de deux espèces tout en compétant sur une seule ressource pour leur croissance. Ce travail vise, donc, à modéliser un système si complexe dans le chemostat et à l'étude de ses propriétés théoriques.*

*Comme nous l'avons vu au Chapitre 4 divers modèles mathématiques ont été développés et analysés par différents auteurs (voir, par exemple, [89, 91, 100, 101]). La majorité de ces modèles de compétition, dans le chemostat, sous l'apport de dilution constante et un substrat non-reproduisant, prévoient l'exclusion compétitive, c'est-à-dire qu'au plus une des espèces peut survivre. Pourtant la coexistence des espèces compétitives dans la nature est clairement visible et dans le but d'expliquer ce phénomène, on recourt à diverses hypothèses. Par exemple dans [41], il considère un apport non constant en nutriments et dans [38, 62–64, 69], il considère un taux de croissance ratio-dépendant au sens de [1]. Une autre*

*approche naturelle est de considérer le cas des espèces mutualistes.*

*Le mutualisme est un type de relation unissant deux organismes vivants, par lequel les deux espèces tirent mutuellement profit l'une de l'autre. La forme de mutualisme la plus connue est celle où la survie d'une espèce dépend de façon essentielle de la présence de l'autre espèce. Ce mutualisme s'oppose donc à l'exclusion compétitive. En effet, une espèce ne peut subsister que si l'autre est présente. Que se passe-t-il lorsque le mutualisme a lieu dans le contexte de la compétition pour une ressource ? C'est ce que des modèles mathématiques peuvent tenter de clarifier.*

*Freedman et al. [36] ont proposé en 2001 un système d'équations différentielles pour deux prédateurs mutualistes qui coopèrent dans la capture d'une même ressource dont la loi de croissance est de type logistique. Il est connu que la relation ressource-consommateur est plus complexe lorsque la dynamique de la ressource est de type logistique que dans le cas où c'est une fonction affine décroissante comme dans le chemostat. En particulier, il peut y avoir des cycles limites [48]. De ce fait, le système en dimension 3 de deux consommateurs mutualistes est difficile à décrire.*

*Notre objectif dans ce chapitre est de reprendre l'analyse de Freedman et al. [36] dans le cas plus simple du chemostat où, comme il est bien connu, la présence d'une variété invariante attractive, permet de ramener l'étude qualitative à la dimension 2 et donc d'aborder une analyse globale. On montre, qu'on n'a pas d'orbites périodiques et qu'en général il existe deux bassins d'attractions dont l'un correspond à la disparition et l'autre à la coexistence des deux espèces. On montre aussi, sous certaines contraintes supplémentaires, l'unicité du point d'équilibre stable qui correspond à la persistance des deux espèces. Enfin on illustre les résultats proposés par des simulations numériques.*

## **6.3 Modèle mathématique et résultats**

### **6.3.1 Modèle mathématique**

*Soient  $s(t)$ ,  $x_1(t)$  et  $x_2(t)$  désignant, respectivement, les concentrations du substrat et des micro-organismes présents dans le chemostat à l'instant  $t$ . On suppose que tous les taux de mortalité des deux espèces sont négligeables devant le taux de dilution. On note par  $D$  le taux de dilution et  $s^{\text{in}}$  la concentration d'alimentation en substrat. Notre modèle est décrit par le système d'équations différentielles*

ordinaires suivant :

$$\begin{cases} \dot{s} = D(s^{in} - s) - f_1(s, x_2)x_1 - f_2(s, x_1)x_2, \\ \dot{x}_1 = (f_1(s, x_2) - D)x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(s, x_1) - D)x_2. \end{cases} \quad (6.1)$$

La réponse fonctionnelle de chaque espèce  $f_i : \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}$ ,  $i = 1, 2$  vérifie les hypothèses suivantes :

H1 -  $f_i$  est de classe  $C^1(\mathbb{R}_+^2)$ ,  $i = 1, 2$ .

H2 -  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(s, x_j) > 0$  pour  $i, j = 1, 2$ ,  $i \neq j$ .

H3 -  $\frac{\partial f_i}{\partial s}(s, x_j) > 0$  pour  $i, j = 1, 2$ ,  $i \neq j$ .

H4 -  $f_i(0, x_j) = 0$ ,  $i, j = 1, 2$ ,  $i \neq j$ .

H5 -  $f_i(s, 0) = 0$ ,  $i = 1, 2$ .

L'hypothèse H1 assure l'existence locale et l'unicité de la solution, l'hypothèse H2 traduit le mutualisme entre les deux espèces, l'hypothèse H3 montre que les deux espèces consomment du substrat, l'hypothèse H4 explique qu'en absence de substrat, il n'y a pas de croissance et l'hypothèse H5 exprime le fait que la survie d'une espèce dépend de façon "essentielle" de la présence de l'autre espèce on parlera, alors, du mutualisme obligatoire.

Rappelons deux propriétés fondamentales du modèle du chemostat [89].

### 15 Proposition

1. Pour toute condition initiale  $(s(0), x_1(0), x_2(0)) \in \mathbb{R}_+^3$ , la solution correspondante a des composantes positives, bornées et donc définie pour tout  $t \geq 0$ .

2. L'ensemble  $\Omega = \{(s, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 / s + x_1 + x_2 = s^{in}\}$  est invariant et est attracteur de toute solution de (6.1).

#### Preuve :

L'invariance de  $\mathbb{R}_+^3$  est garantie par le fait que  $s = 0$  entraîne  $\dot{s} = Ds^{in} > 0$  et que  $x_i = 0$  entraîne  $\dot{x}_i = 0$ . Il reste à montrer que la solution est bornée.

Pour toute solution  $(s, x_1, x_2)$  de (6.1), soit  $z = s + x_1 + x_2 - s^{in}$ . La dérivée de  $z$  par rapport au temps le long des solutions du système (6.1) est donnée par :

$$\dot{z} = -D(s + x_1 + x_2 - s^{in}) = -Dz$$

donc  $s + x_1 + x_2 = s^{in} + Ke^{-Dt}$  avec  $K = s(0) + x_1(0) + x_2(0) - s^{in}$ . Il est, donc, clair que  $s, x_1$  et  $x_2$  sont bornés car ils sont tous positifs. ■

### 6.3.2 Restriction à 2D

Nous sommes intéressés par le comportement asymptotique des solutions de (6.1). Comme les solutions de (6.1) convergent exponentiellement vers l'ensemble  $\Omega$ , il suffit, donc, de se restreindre à cet ensemble. En fait, en général, il n'en est rien comme le montrent les exemples de [96] et [97]. Toutefois, dans notre cas, grâce aux résultats de Thieme [96] et aux propriétés asymptotiques de la restriction de (6.1) à  $\Omega$ , nous allons montrer dans ce paragraphe que les propriétés asymptotiques du système réduit à  $\Omega$  seront informatives pour le système complet.

Nous projetons donc le système réduit à  $\Omega$  sur le plan  $(x_1, x_2)$  d'où l'étude du système suivant :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 \left( f_1(s^{in} - (x_1 + x_2), x_2) - D \right) = x_1 g_1(x_1, x_2), \\ \dot{x}_2 = x_2 \left( f_2(s^{in} - (x_1 + x_2), x_1) - D \right) = x_2 g_2(x_1, x_2). \end{cases} \quad (6.2)$$

Le vecteur d'état  $(x_1, x_2)$  appartient au sous ensemble plan

$$\mathcal{S} = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 : 0 \leq x_1 + x_2 \leq s^{in}\}.$$

On rappelle que les isoclines nulles du système (6.2) sont les ensembles suivants :

$$\begin{aligned} \mathcal{C}_1 &= \{(x_1, x_2), x_1 = 0\} \cup \{(x_1, x_2), g_1(x_1, x_2) = 0\} \\ \mathcal{C}_2 &= \{(x_1, x_2), x_2 = 0\} \cup \{(x_1, x_2), g_2(x_1, x_2) = 0\} \end{aligned}$$

**16 Proposition** L'ensemble  $\Gamma_1 = \{(x_1, x_2), g_1(x_1, x_2) = 0\}$  est le graphe d'une fonction de  $x_2$

$$x_2 \longmapsto \gamma_1(x_2)$$

De même  $\Gamma_2 = \{(x_1, x_2), g_2(x_1, x_2) = 0\}$  est le graphe d'une fonction de  $x_1$

$$x_1 \longmapsto \gamma_2(x_1)$$

**Preuve :**

La fonction  $x_1 \rightarrow f_1(s^{in} - (x_1 + x_2), x_2)$  est strictement décroissante et le théorème des fonctions implicites assure que  $\Gamma_1$  est le graphe d'une fonction de  $x_2$  qu'on note  $\gamma_1$  et de même  $\Gamma_2$  est le graphe d'une fonction de  $x_1$  qu'on note  $\gamma_2$ .

En dérivant l'expression  $f_i(s^{in} - (\gamma_i(x_j) + x_j), x_j) = D, i, j = 1, 2, i \neq j$ , on obtient :

$$\gamma_1'(x_2) + 1 = \frac{\frac{\partial f_1}{\partial x_2}}{\frac{\partial f_1}{\partial s}} > 0 \quad \text{et} \quad \gamma_2'(x_1) + 1 = \frac{\frac{\partial f_2}{\partial x_1}}{\frac{\partial f_2}{\partial s}} > 0.$$

■

**17 Proposition**  $\mathcal{S}$  ne contient pas d'orbites périodiques ni de chaînes cycliques.

**Preuve :**

Effectuons le changement de variables  $\xi_1 = \text{Ln}(x_1)$  et  $\xi_2 = \text{Ln}(x_2)$  le système (6.2) devient :

$$\begin{cases} \dot{\xi}_1 = g_1(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}), \\ \dot{\xi}_2 = g_2(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}). \end{cases}$$

Soit  $G(\xi_1, \xi_2) = \begin{pmatrix} g_1(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}) \\ g_2(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}) \end{pmatrix}$ . La divergence de  $G$  est donnée par :

$$\text{div } G = -\left( e^{\xi_1} \frac{\partial f_1}{\partial s}(s^{in} - (e^{\xi_1} + e^{\xi_2}), e^{\xi_2}) + e^{\xi_2} \frac{\partial f_2}{\partial s}(s^{in} - (e^{\xi_1} + e^{\xi_2}), e^{\xi_1}) \right) < 0$$

et le critère de Dulac permet de conclure. ■

Nous nous intéressons, pour commencer, aux équilibres de (6.2) donnés par  $F_0 = (0, 0)$  et  $F^* = (x_1^*, x_2^*)$  avec  $x_1^* > 0$  et  $x_2^* > 0$ .

## 1 Théorème

1. L'équilibre  $F_0$  est localement asymptotiquement stable.

2. Si  $F_0$  est le seul point d'équilibre alors il est globalement asymptotiquement stable.

**Preuve :**

1. Comme  $f_i(s^{in}, 0) = 0$ ,  $i = 1, 2$ , il existe alors un voisinage  $V_1$  de  $(0, 0)$  tel que  $\left( f_1(s^{in} - (x_1 + x_2), x_2) - D \right)_{|V_1} < 0$  ce qui entraîne que  $\dot{x}_1 < 0$  et un voisinage  $V_2$  de  $(0, 0)$  tel que  $\left( f_2(s^{in} - (x_1 + x_2), x_1) - D \right)_{|V_2} < 0$  d'où  $\dot{x}_2 < 0$ . Ainsi  $\forall (x_1(0), x_2(0)) \in V_1 \cap V_2$  le couple  $(x_1, x_2)$  converge vers  $(0, 0)$  et la stabilité locale de  $F_0$  en découle.

On peut également déduire la stabilité locale de  $F_0$  par le calcul des valeurs propres de la matrice Jacobienne donnée par  $J_0 = -DI_2$  où  $I_2$  est la matrice identité  $2 \times 2$ .

2. Supposons que  $F_0$  est le seul point d'équilibre, par exemple, si :

$$\max_{\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+} f_i(s, x_j) < D \quad \text{pour } i = 1 \text{ et/ou } i = 2$$

Comme  $\mathcal{S}$  est positivement invariant et  $F_0$  appartient à la frontière de  $\mathcal{S}$  alors  $F_0$  doit être un équilibre globalement asymptotiquement stable de (6.2) par le théorème de Poincaré-Bendixson et ces implications. ■

Si  $\max_{\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+} f_i(s, x_j) \geq D$  pour  $i = 1$  et  $i = 2$  alors il peut exister d'autres équilibres de la forme  $F^* = (x_1^*, x_2^*)$  avec  $x_i^* > 0$ ,  $i = 1, 2$  qu'on les appelle équilibres intérieurs. Généralement ces points d'équilibres, s'ils existent ne sont pas uniques et leur nombre dépend des propriétés des deux fonctions  $f_i$ ,  $i = 1, 2$ .

**Exemple :**

Soit  $f(s, x) = \psi(x)s + 2\psi(s)x$  et  $\varepsilon > 0$  avec  $\psi$  une fonction différentiable définie sur  $\mathbb{R}_+$ , nulle en zéro, strictement croissante sur  $[0, \varepsilon]$  valant  $\frac{D}{s^{in}}$  sur  $[\varepsilon, +\infty[$ . Soient

$$f_1(s, x_2) = f(s, x_2) \text{ et } f_2(s, x_1) = f(s, x_1)$$

alors ces deux fonctions satisfont les conditions 1, 2, 3, 4 et 5 exigées dans la définition du système (6.1). D'autre part, on remarque qu'elles coïncident sur une partie de la première bissectrice. Comme les conditions 2 et 3 sont strictes, on perturbe et on obtient ainsi autant de points d'intersections que l'on veut. On dira que les fonctions  $f_i$  sont en "position générale" lorsque les graphes  $\Gamma_1$  et  $\Gamma_2$  se rencontrent

et ne sont pas tangents. Soient par exemple les fonctions :

$$f_1(s, x_2) = \frac{2}{\pi} \operatorname{arctg}(50x_2)s + \frac{2}{\pi} [\beta_1 x_2 + \alpha_1 \sin(\omega_1 x_2)] \operatorname{arctg}(50s)$$

$$f_2(s, x_1) = \frac{2}{\pi} \operatorname{arctg}(50x_1)s + \frac{2}{\pi} [\beta_2 x_1 + \alpha_2 \sin(\omega_2 x_1)] \operatorname{arctg}(50s)$$

tels que les constantes  $\alpha_i, \beta_i$  et  $\omega_i$  sont strictement positives vérifiant  $\alpha_i \omega_i < \beta_i$  pour  $i = 1, 2$  et on présente dans la figure 6.1 les isoclines nulles du système pour le cas de quatre ( $\beta_1 = 2.2, \beta_2 = 2, \alpha_1 = \alpha_2 = 0.35, \omega_1 = \omega_2 = 5$ ) et six ( $\beta_1 = 2, \beta_2 = 2.2, \alpha_1 = 0.195, \alpha_2 = 0.18, \omega_1 = \omega_2 = 10$ ) points d'équilibres intérieurs.

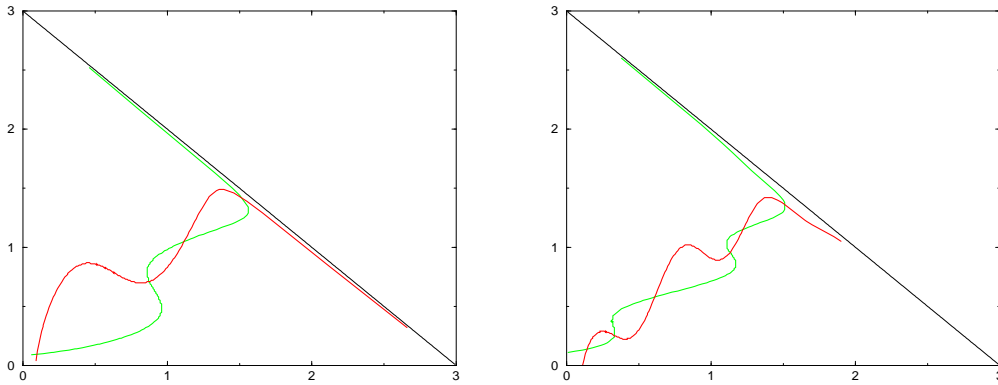


FIG. 6.1 – Cas de quatre et six points d'équilibre positifs

Soit un cas où  $\Gamma_1$  et  $\Gamma_2$  sont en "position générale". Appelons  $S_1, N_1, S_2, N_2, \dots, S_n, N_n$  les points d'intersections rencontrés le long de  $\Gamma_2$  en faisant croître  $x_1$  à partir de 0 (Figure 6.2). Le vecteur tangent à  $\Gamma_1$  en l'un de ces points d'intersections est donné par

$$T_1(x_1^*, x_2^*) = \begin{pmatrix} \gamma_1'(x_2^*) \\ 1 \end{pmatrix}$$

et le vecteur tangent à  $\Gamma_2$  en l'un de ces points est donné par

$$T_2(x_1^*, x_2^*) = \begin{pmatrix} 1 \\ \gamma_2'(x_1^*) \end{pmatrix}.$$

La matrice Jacobienne du système (6.2) est donnée par :

$$J^* = \begin{bmatrix} -x_1^* \frac{\partial f_1}{\partial s} & x_1^* \frac{\partial f_1}{\partial x_2} - x_1^* \frac{\partial f_1}{\partial s} \\ x_2^* \frac{\partial f_2}{\partial x_1} - x_2^* \frac{\partial f_2}{\partial s} & -x_2^* \frac{\partial f_2}{\partial s} \end{bmatrix}$$

de polynôme caractéristique associé donné par :

$$P(\lambda) = \lambda^2 - \text{tr}(J^*)\lambda + \det(J^*).$$

**18 Proposition**  $\det(J^*)$  et  $\det(T_1, T_2)$  ont les signes opposés.

**Preuve :**

D'après la proposition 16,

$$\det(T_1, T_2) = \gamma'_1(x_2)\gamma'_2(x_1) - 1 = \left( \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \frac{\partial f_2}{\partial x_1} - \frac{\partial f_1}{\partial s} \frac{\partial f_2}{\partial x_1} - \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \frac{\partial f_2}{\partial s} \right) / \frac{\partial f_1}{\partial s} \frac{\partial f_2}{\partial s}$$

on vérifie immédiatement que  $\det(J^*) = -x_1^* x_2^* \frac{\partial f_1}{\partial s} \frac{\partial f_2}{\partial s} \det(T_1, T_2)$ . ■

## 7 Corollaire

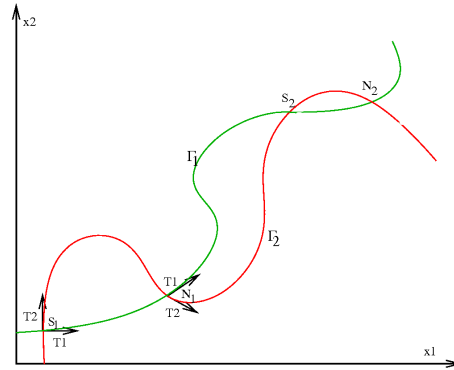
1. Si  $\det(T_1, T_2) < 0$ , le point d'équilibre est un noeud stable et si  $\det(T_1, T_2) > 0$ , le point d'équilibre est un col.
2. Le premier point d'intersection des deux isoclines nulles est un col.
3. Les points d'équilibres  $S_i$ ,  $i = 1, n$  sont des cols et les points d'équilibres  $N_i$ ,  $i = 1, n$  sont des noeuds stables.

**Preuve :**

1. Si  $\det(T_1, T_2) < 0$  alors  $\det(J^*) > 0$  d'où le point d'équilibre est un noeud stable et si  $\det(T_1, T_2) > 0$  le point d'équilibre est un col.
2. Pour le premier point d'intersection  $S_1$  des deux isoclines nulles on a  $\det(T_1, T_2) > 0$  alors  $S_1$  est un col.
3. Pour les points d'intersections  $N_i$ ,  $i = 1, n$   $\det(T_1, T_2) < 0$  alors  $\det(J^*) > 0$  d'où  $N_i$ ,  $i = 1, n$  sont des noeuds stables et pour les points d'intersections  $S_i$ ,  $i = 1, n$   $\det(T_1, T_2) > 0$  alors  $\det(J^*) < 0$  ainsi les points  $S_i$ ,  $i = 1, n$  sont des cols. ■

**11 Remarque** La nature des points d'équilibres dépend de la situation du graphe  $\Gamma_1$  par rapport au graphe  $\Gamma_2$  lors de l'intersection. En effet, si  $\Gamma_1$  est entrant dans la surface limitée par  $\Gamma_2$  et l'axe des abscisses alors ce point est un col et si  $\Gamma_1$  est sortant alors ce point est un noeud stable.



FIG. 6.2 –  $\Gamma_1$  et  $\Gamma_2$  en "position générale"

On note par  $E_0 = (0,0,0)$  et  $E^* = (s^*, x_1^*, x_2^*)$  les points d'équilibres du système (6.1) tels que leurs projections dans le plan  $(x_1, x_2)$  soient les points d'équilibres  $F_0$  et  $F^*$  du système (6.2).

## 2 Théorème

1.  $E_0$  est localement asymptotiquement stable.
2.  $F^*$  et  $E^*$  ont le même type de stabilité.

### Preuve :

Rappelons que  $z = s + x_1 + x_2 - s^{in}$  et on vérifie aisément que le système (6.1) est équivalent au système suivant :

$$\begin{cases} \dot{z} &= -Dz, \\ \dot{x}_1 &= x_1 \left( f_1(s^{in} + z - x_1 - x_2), x_2 \right) - D, \\ \dot{x}_2 &= x_2 \left( f_2(s^{in} + z - x_1 - x_2), x_1 \right) - D. \end{cases}$$

La matrice Jacobienne en  $E_0$  est  $-DI_3$  où  $I_3$  est la matrice identité  $3 \times 3$  et donc  $E_0$  est localement asymptotiquement stable (c.à.d. de même nature que  $F_0$ ).

La matrice Jacobienne est donnée par :

$$A^* = \begin{bmatrix} -D & 0 & 0 \\ x_1^* \frac{\partial f_1}{\partial s} & -x_1^* \frac{\partial f_1}{\partial s} & x_1^* \frac{\partial f_1}{\partial x_2} - x_1^* \frac{\partial f_1}{\partial s} \\ x_2^* \frac{\partial f_2}{\partial s} & x_2^* \frac{\partial f_2}{\partial x_1} - x_2^* \frac{\partial f_2}{\partial s} & -x_2^* \frac{\partial f_2}{\partial s} \end{bmatrix}$$

qui admet comme valeur propre  $-D$ . Les deux autres valeurs propres sont celles de la matrice Jacobienne  $J^*$  associé au système réduit (6.2) ainsi la nature des points d'équilibres  $E^*$  du système (6.1) est la même que celle des points d'équilibres  $F^*$  du système (6.2). ■

### Bassins d'attractions

**19 Proposition** Si l'une des deux conditions initiales est nulle alors les deux espèces disparaissent.

**Preuve :** Si  $x_i(0) = 0$  alors  $x_i = 0$  et donc  $\dot{x}_j = -Dx_j$  ainsi  $x_j \rightarrow 0$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$  pour  $i, j = 1, 2$  et  $i \neq j$  d'où la disparition des deux espèces. ■

### 2 Définition :

Comme  $F_0$  est localement asymptotiquement stable alors il existe un bassin d'attraction vers  $(0, 0)$  noté  $R_0$  et par suite l'ensemble  $R^* = \Omega \setminus R_0$  est un bassin de persistance.

**8 Corollaire** Il existe deux valeurs seuil  $\sigma_1 > 0$  et  $\sigma_2 > 0$  tel que si  $x_i \leq \sigma_i$  et  $0 \leq x_j \leq s^{in}$  pour  $i, j = 1, 2$   $i \neq j$  les deux espèces disparaissent.

### Preuve :

Le complémentaire de  $R_0$  est un fermé qui ne rencontre pas les axes du repère, d'où l'existence de  $\sigma_1 > 0$  et  $\sigma_2 > 0$  tels que les rectangles  $[0, \sigma_1] \times [0, s^{in}]$  et  $[0, s^{in}] \times [0, \sigma_2]$  soient dans le bassin d'attraction  $R_0$ .

### Unicité de l'équilibre intérieur stable

Dans la suite, nous précisons quelques contraintes supplémentaires sur les fonctions  $f_i$  pour les quelles on peut évaluer le nombre des points d'équilibres intérieurs.

Soit la droite  $\Delta_k$  d'équation  $x_1 + x_2 = k$  où  $k$  est une constante strictement positive.

**2 Lemme** La droite  $\Delta_k$  coupe chaque graphe  $\Gamma_i$ ,  $i = 1, 2$  en au plus un point.

**Preuve :** Pour  $x_1 + x_2 = k$ , les fonctions  $x_1 \rightarrow f_2(s^{in} - (x_1 + x_2), x_1)$  et  $x_2 \rightarrow f_1(s^{in} - (x_1 + x_2), x_2)$  sont strictement croissantes et donc la droite  $\Delta_k$  d'équation  $x_1 + x_2 = k$  coupe chaque graphe  $\Gamma_i$ ,  $i = 1, 2$  en un seul point. ■

**20 Proposition** Si les graphes  $\Gamma_i$ ,  $i = 1, 2$  sont strictement concaves alors le système (6.2) admet au plus deux points d'équilibres intérieurs.

**Preuve :** Soit  $A$  et  $B$  deux points d'intersections des deux isoclines nulles (Figure 6.3). Comme  $\Gamma_1$  est strictement concave et que toute droite parallèle à la deuxième bissectrice doit l'intersecter en un seul point (Lemme 2) alors  $\Gamma_1$  doit passer au dessous du segment  $[AB]$  (région 2AB) puis par les régions 1A et 1B et de même on montre que  $\Gamma_2$  doit passer au dessus du segment  $[AB]$  (région 1AB) puis par les deux autres régions 2A et 2B. Ainsi on n'aura plus d'autres intersection. ■

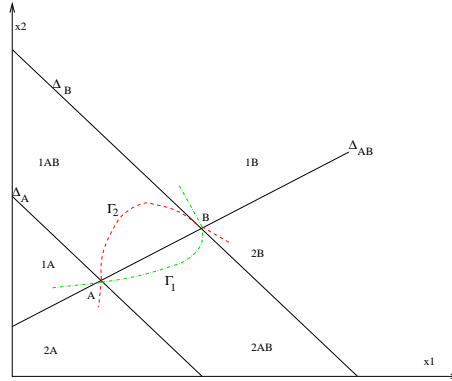


FIG. 6.3 – Unicité de l'équilibre intérieur stable

**9 Corollaire** Si les fonctions  $f_i, i = 1, 2$  sont strictement concaves alors le système (6.2) admet au plus deux points d'équilibres intérieurs.

**Preuve :** Si les fonctions  $f_i, i = 1, 2$  sont strictement concaves alors leur Hessiens  $H_i$  sont semi-définis négatifs. Comme

$$\gamma_i''(x_j) = \frac{\langle H_i v, v \rangle}{\frac{\partial f_i}{\partial s}} < 0$$

avec  $v = (\gamma_i'(x_j) + 1, -1)^T$  alors les graphes  $\Gamma_i, i = 1, 2$  sont strictement concaves et le résultat découle de la proposition 20. ■

**10 Corollaire :**

Si  $f_i(s, x_j) = g_i(s)h_i(x_j)$  avec  $g_i$  et  $h_i$  sont deux fonctions strictement concaves alors le système (6.2) admet au plus deux points d'équilibres intérieurs.

**Preuve :** Un simple calcul donne

$$\gamma_i'(x_j) + 1 = \frac{g_i' h_i}{g_i' h_i} > 0, \gamma_i''(x_j) = \frac{-2(\gamma_i'(x_j) + 1)g_i' h_i'' + g_i h_i'' + (\gamma_i'(x_j) + 1)^2 g_i'' h_i}{g_i' h_i} < 0$$

alors les graphes  $\Gamma_i, i = 1, 2$  sont strictement concaves et le résultat en découle. ■

**11 Corollaire** Si les graphes  $\Gamma_i, i = 1, 2$  sont strictement concaves alors il existe une valeur seuil  $D_0$  telle que :

1. Si  $D < D_0$  on a exactement deux points d'équilibres intérieurs.
2. Si  $D > D_0$  il n'y a pas de points d'équilibres intérieurs.

**Preuve :** Les graphes  $\Gamma_i, i = 1, 2$  sont les lignes de niveau des fonctions  $f_i$ . En augmentant le taux de dilution  $D$ , ces graphes forment deux suites strictement décroissantes et donc il existe une valeur  $D_0$  telle que si  $D < D_0$  il y a exactement deux points d'intersection et si  $D > D_0$  il n'y plus de point d'intersection. ■

**Exemple :** On choisit le cas particulier où la réponse fonctionnelle est le produit de deux fonctions Monod :

$$f_1(s, x_2) = 4 \frac{s}{1+s} \frac{x_2}{1+x_2} \quad \text{et} \quad f_2(s, x_1) = 6 \frac{s}{1+s} \frac{x_1}{2+x_1}$$

et on présente dans la figure 6.4 les isoclines du système (6.2) qui illustre les résultats des corollaire 10 et 11.

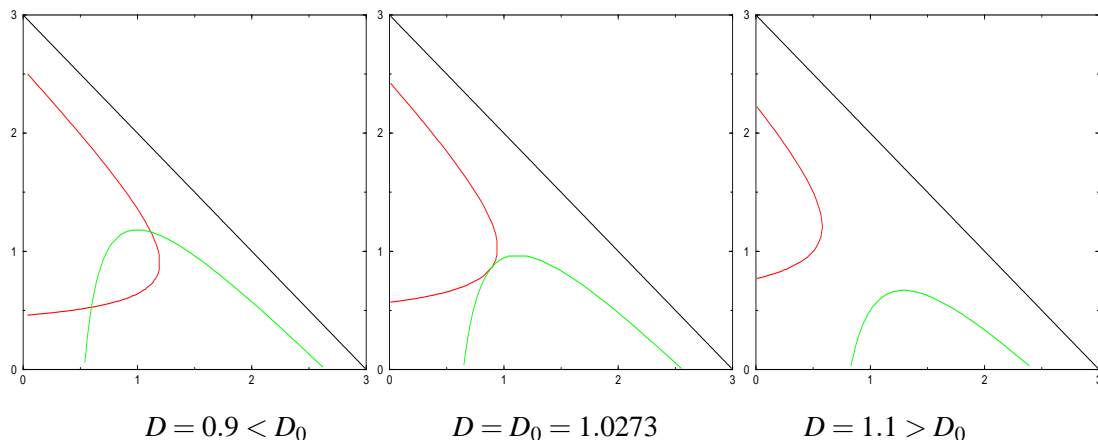


FIG. 6.4 – Les isoclines dans le cas de concavité

**21 Proposition** Si  $f_i(s, x_j) = g(s)h_i(x_j)$  où  $h_i$  est une fonction linéaire alors l'étude qualitative peut être ramené à la dimension 1.

**Preuve :** Soit  $f_i(s, x_j) = g(s)h_i(x_j)$  avec  $h_i(x_j) = \mu_i x_j$ . En effectuant le changement de variables suivant  $y = \mu_1 x_2 - \mu_2 x_1$  dans le système (6.2) on obtient  $\dot{y} = -Dy$  d'où  $y \rightarrow 0$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$  et donc la présence d'une variété ( $\Delta : \mu_1 x_2 - \mu_2 x_1 = 0$ ) invariante attractive ce qui permet de ramener l'étude qualitative à la dimension 1 d'où il suffit de résoudre le système de dimension 1 suivant :

$$\dot{x}_1 = \left[ \mu_2 g \left( s^{in} - x_1 \left( 1 + \frac{\mu_2}{\mu_1} \right) \right) x_1 - D \right] x_1.$$

Pour chercher les points d'équilibres du système (6.2), il suffit de déterminer les zéros de la fonction  $w$ .

■

### 6.3.3 Analyse globale 3D

Dans ce paragraphe nous supposons que les isoclines sont en "position générale" donc, en particulier, un nombre fini de points d'intersections.

L'ensemble  $\Omega$  est attractif dans  $\mathbb{R}_+^3$  et les travaux de Thieme-Markus [96] permettent de montrer que le comportement asymptotique de la solution du système complet est le même que celui décrit pour le système réduit (6.2). Soit  $(s, x_1, x_2)$  une solution de (6.1), bornée donc son ensemble  $\omega$ -limite  $\omega$  est non vide.

Fixons  $s(0) = s_0$ , nous avons vu que  $s = s^{in} - x_1 - x_2 + Ke^{-Dt}$ , et donc  $(x_1, x_2)$  est solution de :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 \left( f_1(s^{in} - (x_1 + x_2) + Ke^{-Dt}, x_2) - D \right), \\ \dot{x}_2 = x_2 \left( f_2(s^{in} - (x_1 + x_2) + Ke^{-Dt}, x_1) - D \right). \end{cases} \quad (6.3)$$

Pour chaque valeur de  $s_0$ , nous avons un système non autonome (6.3) dont le second membre converge vers le second membre du système réduit.

L'ensemble  $\omega$  est contenu dans  $\Omega$  qui ne contient qu'un nombre fini d'équilibres. D'autre part nous avons vu que le système réduit n'admet pas d'orbites périodiques ni de polycycles. Donc seul le cas 1 du théorème (A.18) est possible ce qui prouve le théorème 3 suivant :

### 3 Théorème

1. L'ensemble  $\omega$ -limite d'une solution de (6.1) est l'un des équilibres de (6.1) dont la projection dans le plan  $(x_1, x_2)$  est l'un des équilibres de (6.2).
2. Si le bassin de persistance est non vide pour le système réduit (6.2) alors le bassin de persistance du système complet (6.1) est non vide. Toute trajectoire de condition initiale dans ce bassin converge vers un équilibre intérieur.

**12 Remarque** Ce théorème peut être démontré en utilisant le théorème de convergence donné dans l'annexe F de [89].

## 6.4 Simulation numérique

On illustre les résultats précédents par des exemples. Les paramètres sont choisis pour illustrer et ne sont pas nécessairement reliés à aucune interaction biologique.

Commençons par l'exemple le plus simple où on prend  $f_1(s, x_2) = 0.05sx_2$  et  $f_2(s, x_1) = 0.1sx_1$ . On restreint le système de dimension 3 à un système de dimension 1 donné par :

$$\dot{x}_1 = \left[ 0.1(s^{in} - 3x_1)x_1 - D \right] x_1.$$

Remarquons que pour chercher les points d'équilibre intérieurs on résout une équation du second degré et donc on ne peut pas dépasser deux points d'équilibre intérieurs. De ce fait, on est dans le bon choix qui illustre les résultats du corollaire 10 et les propositions 20 et 21.

Remarquons que les points d'équilibre sont alignés appartenant à la droite attractive décrite dans la proposition 21 et que toute solution du système est attirée rapidement vers cette droite (Figure 6.5). En faisant croître  $D$ , on constate que la région de lessivage du chemostat croît et les deux points d'équilibre se rapprochent. Pour une valeur précise  $D_0$ , ils fusionnent en un seul point d'équilibre dit noeud-col (semi-stable). Augmentant encore  $D$ , il y a purement et simplement disparition de tout point d'équilibre intérieur d'où la stabilité globale de  $F_0$  (Figure 6.5).

Choisissons maintenant des réponses fonctionnelles de type Monod modifié données par :

$$f_1(s, x_2) = 4 \frac{s}{1+s} \frac{x_2}{1+x_2} \quad \text{et} \quad f_2(s, x_1) = 6 \frac{s}{1+s} \frac{x_1}{2+x_1}.$$

Le nombre des points d'équilibre intérieurs dépend du taux de dilution. Au départ, le système est placé sur des valeurs de  $D$  compris entre 0 et  $D_0 = 1.0273$ . Le système 6.1 admet deux points d'équilibre : l'un est stable (attracteur) et l'autre est instable (Figure 6.6). Faisant tendre  $D$  vers  $D_0$  sans l'atteindre, on constate que la région de lessivage du chemostat croît et les deux points d'équilibre se rapprochent. Pour  $D = D_0$ , ils fusionnent en un seul point d'équilibre dit noeud-col. Il y a donc eu perte du point attracteur, le système s'est déstabilisé. Augmentant encore  $D$ , il y a purement et simplement disparition de tout point d'équilibre intérieur (Figure 6.6) c'est ce qu'on appelle bifurcation noeud-col.

Cet exemple illustre les résultats élaborés précédemment et notamment le corollaire 10.

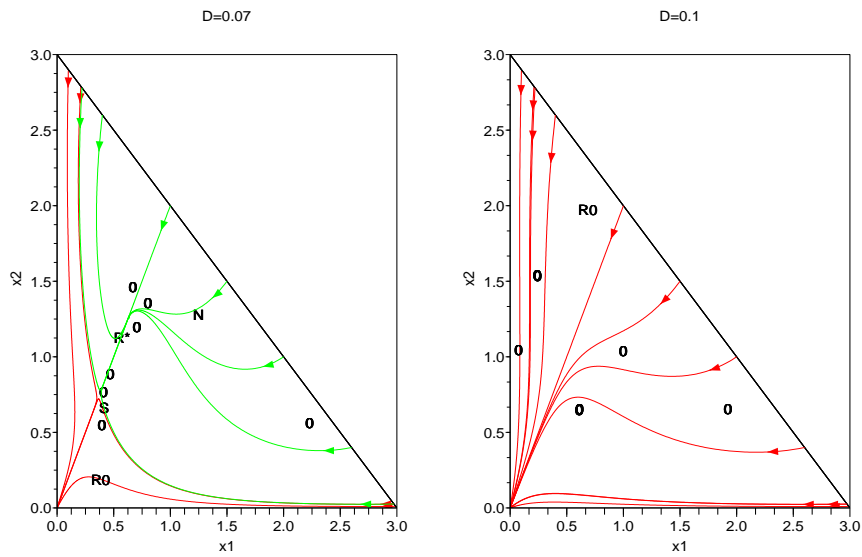


FIG. 6.5 – Exemple bilinéaire

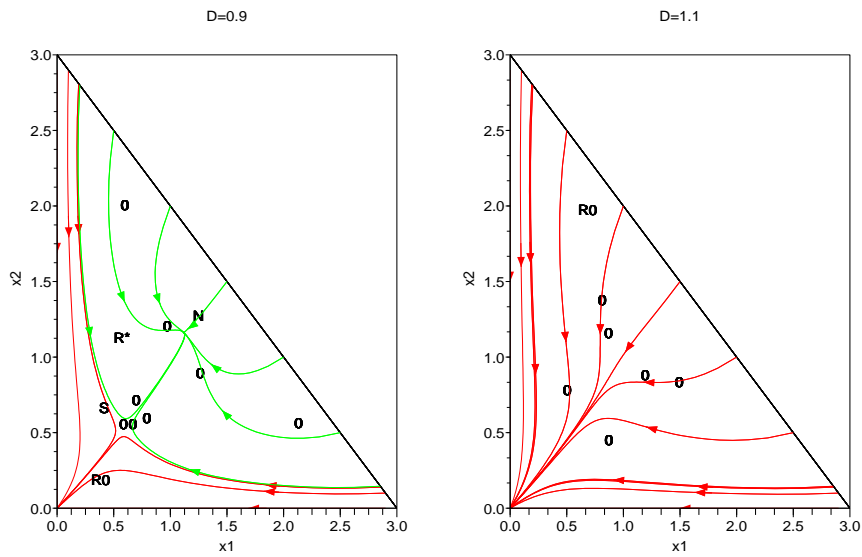


FIG. 6.6 – Exemple de type Monod

Choisissons maintenant un exemple où on peut avoir plusieurs points d'équilibres intérieurs.

$$f_1(s, x_2) = \frac{2}{\pi} \arctg(50x_2) s + \frac{2}{\pi} [2x_2 + 0.195 \sin(10x_j)] \arctg(50s)$$

et

$$f_2(s, x_1) = \frac{2}{\pi} \operatorname{arctg}(50x_1) s + \frac{2}{\pi} [2.2x_1 + 0.18 \sin(10x_j)] \operatorname{arctg}(50s)$$

On remarque qu'on a toujours un bassin d'attraction vers  $(0,0)$  alors que le bassin d'attraction qui correspond à la coexistence se décompose en d'autres bassins d'attraction, chacun d'entre eux attire les solutions du système vers un équilibre intérieur qui lui correspond (Figure 6.7).

En augmentant  $D$ , les équilibres intérieurs disparaissent et  $E_0$  devient globalement asymptotiquement stable (Figure 6.7).

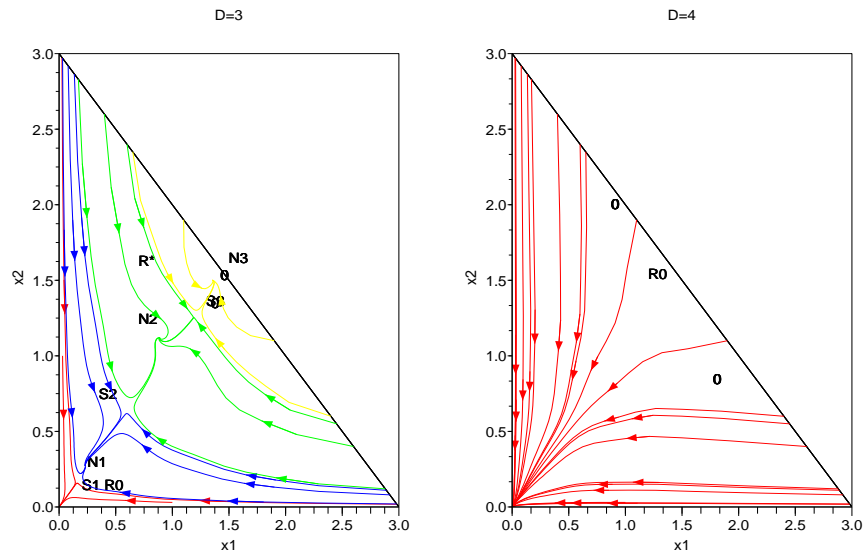


FIG. 6.7 – Exemple artificiel

## 6.5 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons étudié la persistance et l'extinction de population de deux espèces mutualistes. Il y a beaucoup de facteurs qui pourraient contribuer à la survie de telles populations, sans lesquelles ils peuvent disparaître. De tels facteurs peuvent être le changement environnemental, diffusion, ou la coopération, par exemple. Ici nous nous sommes concentrés sur l'aspect de coopération. Le fait qu'il y a des exemples dans la nature de populations de deux espèces différentes coopérantes pour le même nutriment a de grand intérêt en soi, puisque la plupart des populations compéteraient plutôt que coopéraient. On a proposé et étudié un modèle mathématique du comportement de deux