

Le cas du chemostat périodique à deux espèces

2.1 Introduction

Dans le Chapitre 1, nous avons considéré le modèle du chemostat avec une seule souche microbienne en présence du substrat. Dans ce chapitre, on va considérer le modèle du chemostat dans le cas où deux souches microbiennes, de concentration respectives x_1 et x_2 , sont en présence du substrat de concentration s . Pour un taux de dilution D , qui peut être constant ou dépendre du temps, le modèle s'écrit alors

$$\begin{cases} \dot{s} = D(s_{in} - s) - \mu_1(s)\frac{x_1}{Y_1} - \mu_2(s)\frac{x_2}{Y_2}, \\ \dot{x}_1 = (\mu_1(s) - D)x_1, \\ \dot{x}_2 = (\mu_2(s) - D)x_2. \end{cases} \quad (2.1)$$

Dans ce système la quantité Y_i est le rendement de l'espèce i . Dans la suite, on peut le supposer égal à 1, en effectuant le changement de variables $x'_1 = \frac{x_1}{Y_1}$, $x'_2 = \frac{x_2}{Y_2}$.

On se place dans le cas d'un contrôle $D = u(\cdot)$ T -périodique, de moyenne $\bar{u} > 0$. De la même façon que dans le cas d'une espèce, la masse équivalent carbone totale $b = s + x_1 + x_2$ suit la dynamique $\dot{b} = u(t)(s_{in} - b)$. On en déduit donc comme au Chapitre 1 que la quantité $s + x_1 + x_2$ tend exponentiellement vers s_{in} si $\int_0^{+\infty} u(t)dt = +\infty$, hypothèse ici vérifiée. Asymptotiquement, le système (2.1) se comporte alors de la façon suivante

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1(s_{in} - x_1 - x_2) - u(t))x_1, \\ \dot{x}_2 = (\mu_2(s_{in} - x_1 - x_2) - u(t))x_2. \end{cases} \quad (2.2)$$

Remarque 14. *L'ensemble $I = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}^2 \text{ tels que } x_1, x_2 \geq 0, x_1 + x_2 \leq s_{in}\}$ est invariant par la dynamique (2.2).*

Remarque 15. *Le système (2.2) peut être réécrit sous forme intégrale pour $t \geq 0$ avec :*

$$x_i(t) = \exp \left(\int_0^t (s(\theta) - u(\theta)) d\theta \right) x_i(0),$$

où $s(\cdot) = s_{in} - x_1(\cdot) - x_2(\cdot)$.

Contrairement aux proies et aux prédateurs du modèles de Lotka-Volterra qui sont en compétition directe, les deux souches microbiennes ne s'influencent qu'indirectement, à travers la concentration s . Elles sont en compétition pour la même ressource.

On remarque déjà que le système comporte une dimension supplémentaire, qui va rendre son étude plus compliquée. Ainsi, pour un taux de dilution $D > 0$ donné, on peut déjà voir que le système (2.1) pourrait admettre plusieurs comportements asymptotiques : lessivage des deux espèces, lessivage d'une seule espèce, coexistence des deux espèces...

Dans ces conditions, le problème de contrôle optimal correspondant peut alors être formulé de la façon suivante :

$$\begin{aligned} \min_{u(\cdot) \in \mathcal{U}} \quad & \frac{1}{T} \int_0^T (s_{in} - x_1 - x_2)(t) dt \\ \text{t.q.} \quad & (x_1, x_2)(\cdot) \text{ est solution de (2.2),} \\ & (x_1, x_2)(0) = (x_1, x_2)(T), \\ & \int_0^T u(t) dt = \bar{u}T. \end{aligned} \tag{2.3}$$

2.1.1 Le Principe d'exclusion compétitive

Le Principe d'exclusion compétitive [29, 16] décrit le comportement asymptotique du système (2.1) dans le cas d'un taux de dilution constant $D > 0$. Pour des fonctions de croissance $\mu(\cdot)$ croissantes (de plus, on rappelle que $\mu(0) = 0$), on peut définir le seuil de croissance comme suit.

Définition 10. *Le seuil de croissance est, pour un taux de dilution D fixé, la quantité s telle que $\mu(s) = D$. On la notera $\lambda(D)$. Si une telle quantité n'existe pas, on prendra $\lambda(D) = +\infty$.*

Remarque 16. *Cette définition doit être adaptée pour le cas de fonctions de croissance non-monotones comme les fonctions de Haldane. Dans ce cas, on peut définir par exemple $\lambda(D) = \inf\{s \geq 0, \text{ tels que } \mu(s) \geq D\}$.*

Dans le cas où plusieurs espèces sont en compétition pour une seule ressource, avec des fonctions de croissance qui ne dépendent que de la concentration en substrat s , le Principe d'exclusion compétitive indique que le seul équilibre stable est l'équilibre où seule l'espèce avec le seuil de croissance minimal est génériquement présente. Le seuil de croissance permet donc de déterminer l'espèce qui consomme la ressource s le plus efficacement, et qui va donc se développer au détriment des autres.

Dans une optique de traitement biologique, on pourrait donc penser qu'il suffirait d'imposer un taux de dilution constant $D = \bar{u}$, et d'attendre que l'espèce la adaptée survive, car cette espèce est celle qui va garantir la concentration en substrat minimale. Une espèce invasive ne pourrait donc s'installer qu'à la condition qu'elle améliore les performances du chemostat, ce qui semble souhaitable à première vue.

Cependant, dans les applications, une souche peut fournir des services que ne fournissent pas toutes les autres souches : dégradation d'un autre substrat par exemple. Par ailleurs, en régime périodique, l'installation d'une deuxième espèce peut dégrader les performances en dépollution, comme on peut le voir sur la Figure 2.10a.

Enfin, le Principe d'exclusion compétitive ne s'applique pas toujours directement, et parfois, il ne s'applique pas du tout. On peut citer plusieurs situations :

- Le Principe d'exclusion compétitive, qui est un résultat asymptotique, s'applique, mais le régime transitoire est long et des espèces moins performantes peuvent s'imposer momentanément pendant le régime transitoire [25],
- Les fonctions de croissance peuvent aussi dépendre de la concentration en micro-organismes. Dans ce cas, le modèle (2.1) permet aussi de prendre en compte la compétition *intra-spécifique* [12]. Lorsqu'elle est assez forte, plusieurs espèces peuvent cohabiter et le Principe d'exclusion compétitive ne s'applique pas.
- Enfin, et c'est le cas qui nous intéresse le plus, lorsque le système (2.1) est non-autonome et varie périodiquement, favorisant d'abord une espèce puis l'autre, alors la cohabitation est possible. Ce phénomène peut avoir lieu via des variations de la concentration en substrat en entrée, du taux de dilution, ou des deux à la fois [30], et s'applique à d'autres modèles de compétition, comme le modèle de Lotka-Volterra [23].

Les résultats du Chapitre 1 et de [6] montrent qu'utiliser un taux de dilution périodique plutôt que constant peut améliorer les performances du chemostat à une espèce. Ainsi, on peut se demander si on peut encore améliorer ces performances en ajoutant une deuxième espèce. Par ailleurs, une espèce invasive peut s'installer dans le chemostat piloté périodiquement et potentiellement dégrader ses performances. On va donc étudier les possibilités de sur-rendement dans le chemostat à

deux espèces.

2.1.2 Quelques résultats importants de la théorie

On va présenter ici quelques éléments de la théorie pour le modèle du chemostat avec deux espèces et un taux de dilution périodique, qui est largement présentée dans [29] (Chapitre 7).

Un premier point important à souligner est que le système (2.2) est de la forme $\dot{x} = f(t, x)$, avec $f(t + T, x) = f(t, x)$ pour tout t, x . Le système est donc non-autonome et périodique en temps. De façon analogue aux systèmes autonomes, de tels systèmes admettent des *équilibres*, qui sont en fait des solutions périodiques $x(\cdot)$ vérifiant $x(t + T) = x(t)$. La stabilité locale de ces solutions périodiques, si elles existent, peut également être analysée en linéarisant autour de cette solution. Pour une solution périodique $x(\cdot)$, on s'intéressera donc au système

$$\dot{z} = \frac{\partial f}{\partial x}(t, x(t))z. \quad (2.4)$$

Dans le cas de (2.2), et en notant $s = s_{in} - x_1 - x_2$ et en omettant les dépendances en temps, la matrice jacobienne du système est

$$J = \begin{pmatrix} -\mu'_1(s)x_1 + \mu_1(s) - u & -\mu'_1(s)x_1 \\ -\mu'_2(s)x_2 & -\mu'_2(s)x_2 + \mu_2(s) - u \end{pmatrix} \quad (2.5)$$

Ce système est également T -périodique, et on appelle *solution fondamentale* de ce système une application $Z(\cdot) : \mathbb{R} \rightarrow M_n$ vérifiant $\dot{Z} = \frac{\partial f}{\partial x}(t, x(t))Z$.

Le théorème de Floquet [4] permet alors de caractériser ces solutions :

Proposition 16. *Si $A : \mathbb{R} \rightarrow M_n$ est une application continue et T -périodique, alors toute solution fondamentale $Z(\cdot)$ du système $\dot{z} = A(t)z$ est de la forme*

$$Z(t) = P(t)e^{Bt},$$

avec $P(t)$ et B des matrices $n \times n$ pour tout $t \in \mathbb{R}$, et $P(t + T) = P(t)$. Les valeurs propres de e^{BT} sont appelées les coefficients de Floquet et les valeurs propres de B sont les exposants de Floquet. De plus, les exposants de Floquet λ et les coefficients de Floquet μ sont liés par la relation $\mu = e^{T\lambda}$.

Ces coefficients, difficiles à calculer en pratique, permettent de caractériser la stabilité de la solution périodique $x(\cdot)$.

Définition 11. *Une solution $x(\cdot)$ est stable (au sens de Lyapunov), si pour tout $\epsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que pour une solution $y(\cdot)$ et un temps t_0 ,*

$$|x(t_0) - y(t_0)| < \delta \implies |x(t) - y(t)| < \epsilon, \quad \forall t \geq t_0.$$

Définition 12. Une solution $x(\cdot)$ est uniformément asymptotiquement stable si elle est stable au sens de Lyapunov et s'il existe $b > 0$ tel que pour une solution $y(\cdot)$ et un temps t_0 ,

$$|x(t_0) - y(t_0)| < b \implies \lim_{t \rightarrow +\infty} |x(t) - y(t)| = 0,$$

avec convergence uniforme en t_0 .

Proposition 17. Si tous les coefficients de Floquet μ de (2.4) vérifient $|\mu| < 1$, alors la solution $x(\cdot)$ est uniformément asymptotiquement stable.

S'il existe un coefficient de Floquet tel que $|\mu| > 1$, alors elle est instable.

Dans le cas du système (2.2), la théorie de Floquet permet de caractériser les solutions périodiques de (2.2) dans lesquelles une seule espèce est présente, ainsi que la solution de lessivage où les deux espèces s'éteignent.

Proposition 18. Soit $i = 1, 2$. Si $\mu_i(\cdot)$ est monotone sur $[0, s_{in}]$, et que $\mu_i(s_{in}) \leq \bar{u}$, alors

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

Cette propriété ne dépend pas de l'effet de la compétition, si $\mu_i(s_{in}) \leq \bar{u}$, alors l'espèce i n'est pas assez performante et sera lessivée en présence ou non d'un compétiteur. Ainsi, dans la suite, on fera l'hypothèse

$$\mu_i(s_{in}) > \bar{u}, \quad i = 1, 2.$$

Remarque 17. Les quantités $\mu_i(s_{in}) - \bar{u}$ sont les exposants de Floquet de l'équilibre périodique de lessivage $(0, 0)$. Ainsi, l'hypothèse (2.1.2) assure que le lessivage est instable.

Proposition 19. Soit $i = 1, 2$. Il existe une unique solution positive périodique $\xi_i(\cdot)$ telle que

$$\begin{cases} (\xi_1(\cdot), 0) \text{ soit solution de (2.2) si } i = 1, \\ (0, \xi_2(\cdot)) \text{ soit solution de (2.2) si } i = 2. \end{cases}$$

De plus, si $(x_1(\cdot), 0)$, avec $x_1(0) > 0$ est une solution de (2.2), alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |\xi_1(t) - x_1(t)| = 0.$$

On a le résultat analogue pour $\xi_2(\cdot)$.

Cette proposition décrit entièrement les équilibres à une espèce de (2.2). La suivante permet d'étudier leur stabilité à l'aide des exposants de Floquet précédemment présentés.

Proposition 20. *Les exposants de Floquet de la solution périodique $(\xi_1(\cdot), 0)$ sont*

$$\lambda_{1,1} = -\frac{1}{T} \int_0^T \xi_1(t) \mu'_1(s_{in} - \xi_1(t)) dt, \quad \lambda_{1,2} = \frac{1}{T} \int_0^T (\mu_2(s_{in} - \xi_1(t)) - u(t)) dt.$$

De plus, $\lambda_{1,1} < 0$.

On a un résultat exactement analogue pour la solution $(0, \xi_2(\cdot))$.

Pour la solution $(\xi_1(\cdot), 0)$, le système (2.4) devient

$$\dot{z} = \begin{pmatrix} -\mu'_1(s)\xi_1 + \mu_1(s) - u & -\mu'_1(s)\xi_1 \\ 0 & \mu_2(s) - u \end{pmatrix} z.$$

On peut alors trouver une solution fondamentale $\Phi(\cdot)$ de la forme

$$\Phi(t) = \begin{pmatrix} \exp\left(\int_0^T (-\mu'_1(s)\xi_1 + \mu_1(s) - u) dt\right) & c(t) \\ 0 & \exp\left(\int_0^T (\mu_2(s) - u) dt\right) \end{pmatrix},$$

dont on peut ensuite déduire les coefficients de Floquet.

Remarque 18. *Les exposants $\lambda_{1,2}$ et $\lambda_{2,1}$ sont difficiles à calculer analytiquement, mais sont loin d'être inutiles pour autant puisqu'ils sont très faciles à calculer numériquement : il suffit de calculer les solutions sur les faces, qui sont uniques et attractives.*

On présente aussi un outil important pour l'étude des systèmes non-autonomes périodiques de la forme $\dot{x} = f(t, x)$, avec $f(t+T, x) = f(t, x)$ pour tout t, x . Il s'agit de l'application de Poincaré $P : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, qui à y associe Py tel que $Py = y(T)$, avec $y(\cdot)$ solution de $\dot{x} = f(t, x)$ avec $y(0) = y$. Cette application avance le système d'une période, et permet de se ramener à un système autonome en temps discret tout en rendant compte du comportement asymptotique du système en temps continu. Ainsi, à une solution périodique correspond un point fixe de l'application de Poincaré.

En plus de son caractère périodique, le système (2.2) est également *compétitif* [17, 18]. Formellement, cette propriété s'énonce comme suit :

Définition 13. *Un système de la forme*

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = f_1(t, x_1, x_2), \\ \dot{x}_2 = f_2(t, x_1, x_2), \end{cases}$$

est dit compétitif si

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(t, x_1, x_2) \leq 0, \quad i \neq j.$$

Cette propriété signifie qu'un accroissement d'une des populations va freiner le développement de l'autre population. Ce type de propriété est courant en biologie et en écologie, et couvre à la fois la compétition *directe*, comme dans le modèle de Lotka-Volterra, et la compétition *indirecte* comme dans le modèle du chemostat où les deux espèces sont en compétition pour une ressource. On peut facilement vérifier que le système (2.2) est compétitif. Lorsque les termes non-diagonaux sont positifs ou nuls, le système est dit *coopératif*. Les systèmes compétitifs ou coopératifs sont dits *monotones* car leur dynamique ont la propriété de préserver certaines relations d'ordre, ce qui permet de donner des résultats intéressants sur leur comportement asymptotique. En particulier, un système monotone de dimension n a une dynamique aussi compliquée qu'un système de dimension $n - 1$.

Définition 14. On définit l'ordre partiel $\leq_K$ sur $\mathbb{R}^2$ par la relation

$$x \leq_K y \iff \begin{cases} x_1 \leq y_1, \\ x_2 \geq y_2. \end{cases}$$

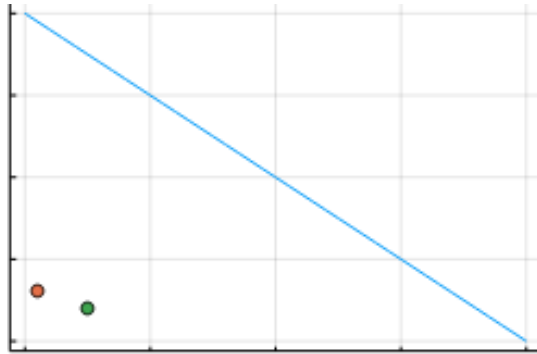
Cet ordre sur $\mathbb{R}^2$ permet de capturer l'état de la compétition entre les deux espèces. Si $x \leq_K y$, alors l'espèce 2 est plus avantagée par rapport à l'espèce 1 dans l'état x que dans l'état y .

On définit également l'ordre $\leq$ sur $\mathbb{R}^2$ défini composante par composante.

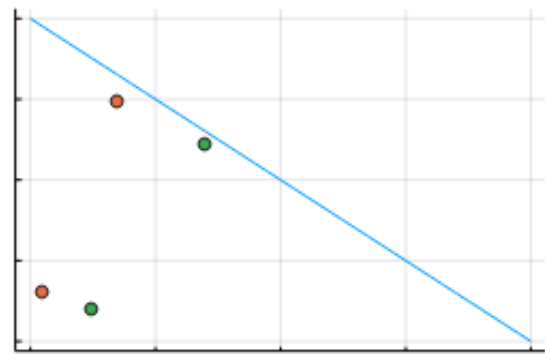
Le modèle (2.2) compétitif conserve l'ordre $\leq_K$ au cours du temps via son application de Poincaré :

Proposition 21. Soit $x, y \in I$.

- Si $x \leq_K y$, alors $Px \leq_K Py$.
- Si $Px \leq Py$, alors $x \leq y$.



(a) Deux conditions initiales ordonnées pour l'ordre compétitif $\leq_K$



(b) L'ordre compétitif $\leq_K$ est conservé par P

Cette propriété est vraie pour tous les modèles compétitifs en dimension 2. Pour les systèmes coopératifs, il suffit d'échanger les deux ordres.

Remarque 19. *Les systèmes compétitifs et les systèmes coopératifs sont très liés : un système compétitif est coopératif en temps rétrograde et réciproquement.*

Le caractère compétitif de (2.2) est utilisé pour prouver une autre propriété importante sur le comportement asymptotique du chemostat en régime périodique.

Proposition 22. *Si la suite $(P^n x_0)_{n \in \mathbb{N}}$ est bornée alors il existe $\bar{x}$ tel que*

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} P^n x_0 = \bar{x}.$$

En temps continu, si $x(\cdot)$ et $p(\cdot)$ sont deux solutions de (2.2), avec pour conditions initiales respectives x_0 et $\bar{x}$, alors

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

Cette propriété dont la preuve repose sur la compétitivité de (2.2), indique donc que toute solution de (2.2) issue d'une condition initiale dans I converge vers une solution périodique. En effet, l'ensemble I est invariant et borné donc toute solution partant de cet ensemble reste bornée.

Remarque 20. *Cette propriété ne permet pas de dire si les deux espèces sont présentes dans la solution $p(\cdot)$.*

2.1.3 Une condition suffisante pour l'existence d'une solution périodique de coexistence

Pour pouvoir résoudre un problème de contrôle optimal périodique à deux espèces (2.3), l'ensemble des contrôle $u(\cdot)$ définis sur $[0, T]$, mesurables de moyenne donnée $\bar{u}$ qui assurent la condition de périodicité $(x_1, x_2)(0) = (x_1, x_2)(T) \in (\mathbb{R}_*^+)^2$ doit être non-vide.

Définition 15. *On dit que les espèces 1 et 2 sont en situation de coexistence forte s'il existe $\epsilon > 0$ tel que*

$$x_i(t) > \epsilon, \quad \forall t \geq 0, \forall i = 1, 2.$$

Remarque 21. *Il existe plusieurs définitions de coexistence (ou de persistance) dans un système dynamique [13]. A titre de comparaison, la notion de coexistence forte présentée ici implique la persistance uniforme :*

$$\exists \epsilon > 0, \quad \liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > \epsilon, \quad \forall i = 1, 2.$$

Cette notion est la plus forte parmi celles présentées dans [13], la condition de coexistence forte est donc assez difficile à satisfaire.

A notre connaissance, il n'existe à ce jour que des conditions suffisantes pour assurer l'existence d'une solution T -périodique de coexistence pour un contrôle $u(\cdot)$ donné. Ce critère [19] fait principalement intervenir la stabilité des solutions périodiques où une seule espèce est présente dans le chemostat. Pour écrire ce résultat, on note $E_1(\cdot)$ la solution périodique $(\xi_1(\cdot), 0)$ et $E_2(\cdot)$ la solution périodique $(0, \xi_2(\cdot))$. A $E_1(\cdot)$ et $E_2(\cdot)$ correspondent deux points fixes de P , E_1 et E_2 .

Proposition 23. *L'application P a un point fixe positif si l'une des hypothèses suivantes est vérifiée :*

- Les équilibres E_1 et E_2 sont tous les deux stables,
- Les équilibres E_1 et E_2 sont tous les deux instables,
- Il existe $x \geq 0$ et $z \in \omega(x)$ tels que $z_1, z_2 > 0$.

Ainsi, on voit que le calcul des exposants de Floquet $\lambda_{1,2}$ et $\lambda_{2,1}$ permet de tester si la première ou la deuxième hypothèse s'applique. Dans le cas où les deux solutions périodiques à une espèce $(0, x_2)(\cdot)$ et $(x_1, 0)(\cdot)$ sont instables, on peut encore préciser le résultat en précisant la convergence vers ces points fixes [29], ainsi que leur localisation.

Proposition 24. *Si $\lambda_{1,2} > 0$ et $\lambda_{2,1} > 0$, alors il existe deux points fixes de P , E_* et E_{**} , possiblement identiques, tels que*

- $E_2 <_K E_{**} \leq_K E_* < E_1$,
- Si $E_2 <_K x_0 \leq_K E_{**}$, alors $\lim_{n \rightarrow +\infty} P^n x_0 = E_{**}$,
- Si $E_* \leq_K x_0 < E_1$, alors $\lim_{n \rightarrow +\infty} P^n x_0 = E_*$,
- Si x_0 a ses deux composantes strictement positives, alors il existe $\bar{x}$, point fixe de P tel que $E_{**} \leq_K \bar{x} \leq_K E_*$ et vérifiant $\lim_{n \rightarrow +\infty} P^n x_0 = \bar{x}$.

Cette proposition assure de la convergence vers une solution périodique de coexistence forte depuis toute condition initiale où les deux espèces cohabitent. En particulier, si $E_* = E_{**}$, alors il existe une unique solution périodique de coexistence vers laquelle converge toutes les conditions initiales de coexistence. Cependant, et comme on le verra à la section suivante, il est très difficile de dire si cette égalité sera vérifiée, ni même de caractériser davantage E_* et E_{**} .

Ce résultat a tout de même un intérêt pratique puisque dans certains cas, le calcul numérique des coefficients de Floquet peut être utilisé pour prédire l'issue de l'introduction d'une quantité même minime d'une autre espèce.

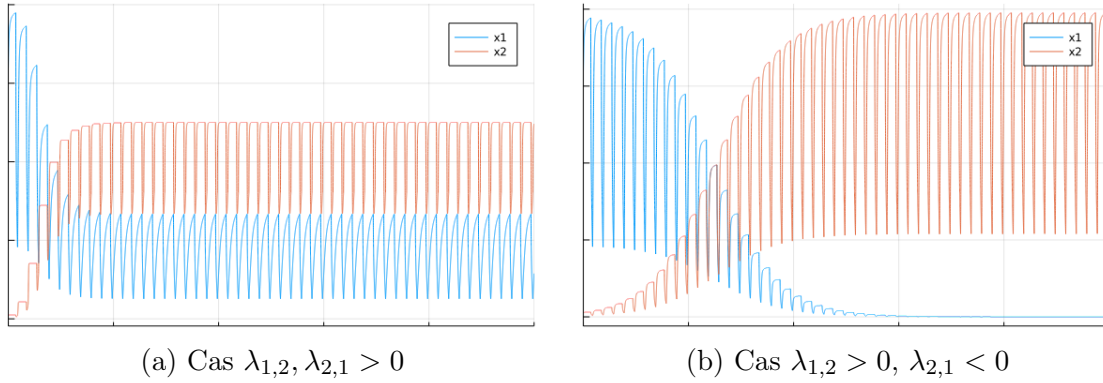


FIGURE 2.2 – Deux issues possibles de la compétition

Remarque 22. *En théorie, avoir les inégalités $\lambda_{1,2} > 0$, $\lambda_{2,1} < 0$ ne garantit pas pour autant que l'espèce 1 va toujours être lessivée.*

2.2 Solutions périodiques positives dans le chemostat à deux espèces avec un taux de dilution périodique : le problème de l'unicité

La condition suffisante assurant l'existence d'une solution périodique de coexistence forte pour la dynamique (2.2) ne donne aucune indication sur le nombre de solutions périodiques de coexistence. Cette question est intéressante d'un point de vue théorique, mais aussi d'un point de vue pratique : une fois l'étude du contrôle optimal menée à terme, si l'état est mal connu et que le système converge vers une autre solution périodique moins performante en implémentant le contrôle optimal, les performances en dépollution s'en trouveront affectées. De plus, si on pouvait dans le cas d'une espèce imposer $s(0) = s(T) = \bar{s}$, dans le cas de deux espèces, il n'existe pas de condition au bord naturelle qui déterminerait entièrement une condition initiale naturelle. Par exemple, poser $(x_1 + x_2)(0) = (x_1 + x_2)(T) = \bar{s}$, ce qui ne détermine pas entièrement x_1 et x_2 , et donc ne détermine pas entièrement la condition au bord.

Il ne semble pas exister de résultat général sur l'unicité des solutions périodiques de coexistence pour les systèmes compétitifs [28]. Par ailleurs, aucune des simulations effectuées dans le cadre de ce travail, mais aussi de celles présentées dans les travaux [29, 23, 30] ne montre l'existence de plus d'une solution périodique de coexistence pour les fonctions de croissance usuelles. Ainsi, on peut penser qu'il doit être possible de mettre en évidence des conditions suffisantes assurant l'unicité d'un équilibre. Cependant, aucun résultat de ce type n'existe à notre connaissance pour le modèle du chemostat à deux espèces (2.2).

Il existe des résultats réduisant les comportements des systèmes dynamiques décrit par l'itération d'une application T à la trichotomie suivante :

- Pour tout $x \geq 0$, l'orbite $\cup_{j=0}^{\infty} T^j(x)$ n'est pas bornée ;
- Pour tout $x \in \mathbb{R}_+^n$, $\lim_{j \rightarrow +\infty} T^j(x) = 0$;
- Il existe un unique point fixe q dans l'intérieur de $\mathbb{R}_+^n$ tel que pour tout $x \geq 0$, $\lim_{j \rightarrow +\infty} T^j(x) = q$.

Cette trichotomie peut être assurée par des hypothèses de coopérativité et de concavité de la dynamique comme dans [26]. Ce résultat pourrait s'appliquer dans le chemostat en temps rétrograde sous certaines hypothèses sur $\mu_1(\cdot)$ et $\mu_2(\cdot)$. Mais comme nous avons interdit le lessivage avec l'hypothèse (2.1.2), en temps rétrograde, le lessivage deviendrait attractif, ce qui ne permet pas de conclure. Ce résultat a ensuite été généralisé [20] aux applications T vérifiant des hypothèses de monotonie et de sous-homogénéité, pour n'importe quel ordre $<$ généré par

un cône :

$$\begin{aligned} x \geq 0 &\implies T(x) > 0, \\ x \leq y &\implies T(x) \leq T(y), \\ T(\lambda x) &\leq \lambda T(x), \quad \forall \lambda \in (0, 1), x > 0. \end{aligned}$$

Ce résultat permet de travailler directement avec l'ordre compétitif et donc de conserver l'hypothèse de répulsivité de l'équilibre de lessivage. Cependant, des simulations numériques tendent à montrer que l'hypothèse de sous-homogénéité n'est pas vérifiée par l'application P .

Ainsi, le problème de l'unicité des solutions périodiques de coexistence pour le modèle (2.2) reste un problème ouvert et difficile mais aussi intéressant et stimulant.

Au cours de ce stage, on a quand même pu montrer un critère garantissant l'impossibilité de l'existence de deux solutions périodiques de coexistence égales à un décalage en temps près. De plus, la section suivante présente des exemples où une infinité de solutions périodiques de coexistence peut exister. Cependant, ces exemples sont extrêmement non-génériques, laissant à penser que l'unicité des solutions périodiques est le cas le plus général. Enfin, on présente des pistes d'études qui n'ont pas pu être explorées à fond au cours de ce stage, mais qui pourraient se révéler intéressantes.

2.2.1 Un résultat sur la façon dont sont parcourues les solutions périodiques

Dans cette section, on montre que deux solutions périodiques positives de (2.2) ne peuvent pas être égales à un décalage en temps près sous une condition facile à vérifier du contrôle $u(\cdot)$. Ce résultat permet donc d'exclure le cas où le système (2.2) admet plusieurs solutions périodiques qui sont en fait décalées dans le temps : on les confondrait dans le portrait de phase.

Proposition 25. *Soit $(x_1, x_2)(\cdot)$ et $(x'_1, x'_2)(\cdot)$ deux solutions T -périodiques de (2.2), telles qu'il existe $\tau > 0$ vérifiant*

$$(x'_1, x'_2)(t + \tau) = (x_1, x_2)(t), \quad \forall t.$$

Alors le contrôle $u(\cdot)$ est τ -périodique.

Démonstration. Soit $i = 1, 2$ et $t \in \mathbb{R}$. En intégrant la dynamique (2.2), on a

$$\begin{aligned} x'_i(t + \tau) &= \exp \left(\int_0^{t+\tau} (\mu_i(s'(\theta)) - u(\theta)) d\theta \right) x'_i(0), \\ &= \exp \left(\int_0^{t+\tau} (\mu_i(s'(\theta)) - u(\theta)) d\theta \right) x_i(-\tau), \text{ et} \\ x'_i(t + \tau) &= x_i(t) = \exp \left(\int_{-\tau}^t (\mu_i(s(\theta)) - u(\theta)) d\theta \right) x_i(-\tau). \end{aligned}$$

On en déduit que

$$\int_{-\tau}^t (\mu_i(s(\theta)) - u(\theta)) d\theta = \int_0^{t+\tau} (\mu_i(s'(\theta)) - u(\theta)) d\theta.$$

En utilisant $s'(\cdot + \tau) = s(\cdot)$, on en déduit que

$$\int_{-\tau}^t (\mu_i(s(\theta)) - u(\theta)) d\theta = \int_{-\tau}^t (\mu_i(s(\theta)) - u(\theta + \tau)) d\theta.$$

Enfin, on a que pour tout $t \geq 0$, le contrôle $u(\cdot)$ vérifie

$$\int_{-\tau}^0 u(\theta) d\theta = \int_t^{t+\tau} u(\theta) d\theta.$$

Cette équation signifie que l'application $t \mapsto \int_t^{t+\tau} u(\theta) d\theta$ est constante, et donc que $u(\cdot)$ est τ -périodique. $\square$

La contraposée de ce résultat permet facilement de montrer qu'il n'existe pas de cycle limite auquel correspondraient deux solutions périodiques, décalées dans le temps. Il suffit de s'assurer que le contrôle $u(\cdot)$ admet comme seules périodes les quantités kT , pour $k \in \mathbb{N}^*$.

2.2.2 Une classe d'exemples non-génériques avec une infinité de solutions périodiques positives

Cette construction semble contredire les observations numériques précédemment mentionnées, mais elle repose en fait sur deux propriétés qui ne sont pas du tout génériques : les fonctions de croissance doivent être affines dans un voisinage de leur intersection et la moyenne du contrôle doit être exactement située à l'intersection de ces deux fonctions. Ainsi, en pratique, il sera quasiment impossible d'observer ce résultat. De plus, aucune de ces propriétés ne semble pouvoir être relâchée sans perdre le résultat de multiplicité. Cette construction peut donc

jouer le rôle de contre-exemple pour, par exemple, tester d'éventuelles conditions suffisantes assurant l'unicité de la solution périodique positive de (2.2).

Dans la suite, on se donne un contrôle T -périodique $u(\cdot)$ mesurables à valeurs dans un ensemble $[D_-, D_+]$ et de moyenne $\frac{1}{T} \int_0^T u(t) dt = \bar{u}$. On suppose de plus que le contrôle $u(\cdot)$ n'admet pas d'autre période que T .

Lemme 12. *Si $u(\cdot)$ est à valeurs dans $[D_-, D_+]$ avec $D_- > 0$ $\bar{s} \in (D_-, D_+)$, alors il existe $\underline{s} \in (0, s_{in})$ tel que pour tout $s_0 \in (\underline{s}, s_{in})$, $s(\cdot)$ solution de (2.1) pour la condition initiale $s(0) = s_0$ vérifie $s(t) \leq \underline{s}$, $\forall t \geq 0$.*

Démonstration. Pour tout $t \geq 0$, on a :

$$\begin{aligned} \dot{s} &= -\mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2 + u(t)(s_{in} - s), \\ &\geq -\max(\mu_1(s), \mu_2(s))(x_1 + x_2) + u(t)(s_{in} - s). \end{aligned}$$

Comme $s_{in} \geq x_1 + x_2$, on a de plus

$$\dot{s} \geq -\max(\mu_1(s), \mu_2(s))s_{in} + D_-(s_{in} - s).$$

On va montrer qu'il existe $\underline{s} \in (0, s_{in})$ qui annule le membre de droite. En $s = 0$, cette quantité vaut $D_-s_{in} > 0$. Pour s tel que $\max(\mu_1(s), \mu_2(s)) = D_-$, alors le membre de droite vaut $-D_-s < 0$.

On obtient alors le résultat par continuité du membre de droite. $\square$

Ce lemme montre que $s(\cdot)$ solution de (2.2) ne s'approche pas arbitrairement proche du bord $s = 0$, pour peu que le contrôle ne prenne pas des valeurs trop faibles. On va pouvoir tirer parti de ce résultat pour construire des fonctions de croissance affines sur $[\underline{s}, s_{in}]$ mais qui vérifient tout de même $\mu(0) = 0$, ce qui permettra de laisser l'ensemble I invariant.

Dans tout ce qui suit, on considère $\bar{u} > 0$, $\underline{s} \in (0, s_{in})$, et deux fonctions de croissance $\mu_1(\cdot)$ et $\mu_2(\cdot)$ telles que :

- Pour $i = 1, 2$, il existe $a_i, b_i > 0$ tels que $\mu_i(s) = a_i s + b_i$ pour $s \in [\underline{s}, s_{in}]$.
- Pour $i = 1, 2$, $\mu_i(\cdot)$ soit Lipschitz-continue et croissante strictement sur $[0, s_{in}]$, avec $\mu_i(0) = 0$.
- Il existe $\bar{s} \in (\underline{s}, s_{in})$ tel que $\mu_1(\bar{s}) = \mu_2(\bar{s}) = \bar{u}$.

De telles fonctions peuvent être construites en prolongeant des fonctions affines par un polynôme de degré 2 croissant sur $[0, \underline{s}]$ et s'annulant en 0.

Ainsi, avec de telles fonctions de croissance et avec le résultat du Lemme 12, pour une condition initiale $s_0 > \underline{s}$ (condition que l'on supposera vérifiée par la suite), il est possible de considérer $\mu_1(\cdot)$ et $\mu_2(\cdot)$ affines pour toutes les valeurs prises par $s(\cdot)$ au cours du temps.

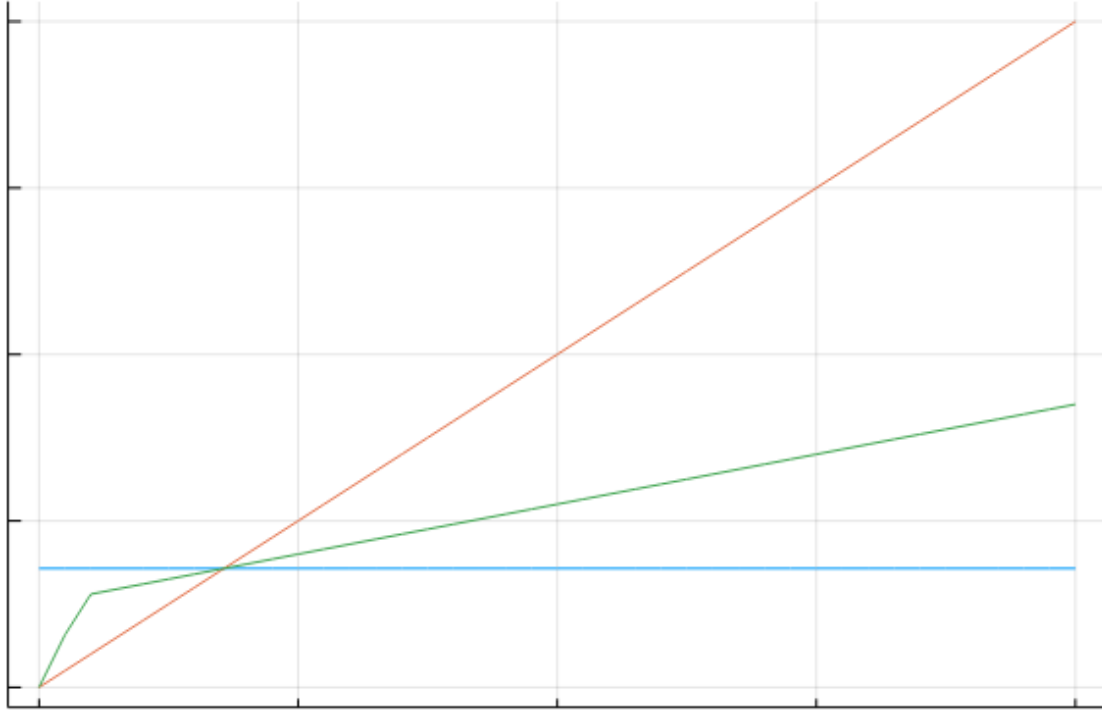


FIGURE 2.3 – $\bar{u}$ en bleu, avec $\mu_1(\cdot)$ et $\mu_2(\cdot)$ affines sur $[\underline{s}, s_{in}]$.

Dans ces conditions, on définit la quantité suivante, qui va être d'un grand intérêt pour la suite de l'étude :

Définition 16. Soient $x_1(\cdot)$ et $x_2(\cdot)$ solutions non-nulles de (2.1), on définit le ratio pondéré par les puissances par

$$r = \frac{x_1^{\frac{1}{a_1}}}{x_2^{\frac{1}{a_2}}}. \quad (2.6)$$

L'introduction de la quantité r ainsi définie est motivée par le calcul qui suit :

$$\begin{aligned}
 x_i(T) &= \exp \left(\int_0^T (\mu_i(s(t)) - u(t)) dt \right) x_i(0), \\
 &= \exp \left(T \left(\frac{1}{T} \int_0^T \mu_i(s(t)) dt - \bar{u} \right) \right) x_i(0), \\
 &= \exp \left(T \left(\mu_i \left(\frac{1}{T} \int_0^T s(t) dt \right) - \mu_i(\bar{s}) \right) \right) x_i(0), \\
 &= \exp \left(T \left(a_i \frac{1}{T} \int_0^T s(t) dt - a_i \bar{s} \right) \right) x_i(0), \\
 &= \left(\exp \left(\int_0^T (s(t) - \bar{s}) dt \right) \right)^{a_i} x_i(0).
 \end{aligned}$$

On voit bien que l'égalité $\mu_1(\bar{s}) = \mu_2(\bar{s}) = \bar{u}$ et le caractère affine de μ_1 et μ_2 sont à la base de ce calcul, qui illustre que la seule différence entre l'espèce 1 et l'espèce 2 est l'exposant a_1 ou a_2 appliqué au terme $\exp \left(\int_0^T (s(t) - \bar{s}) dt \right)$.

Proposition 26. *Soit $r(\cdot)$ solution de (2.6), alors pour tout $t \geq 0$, on a*

$$r(t) = \exp \left(\left(\frac{1}{a_1} - \frac{1}{a_2} \right) \int_0^t (\bar{u} - u(\theta)) d\theta \right) r(0).$$

Démonstration. On calcule

$$\dot{r} = \left(\frac{b_1}{a_1} - \frac{b_2}{a_2} - \left(\frac{1}{a_1} - \frac{1}{a_2} \right) u(t) \right) r.$$

Comme on a supposé $a_i \bar{s} + b_i = \bar{u}$ pour $i = 1, 2$, on en déduit

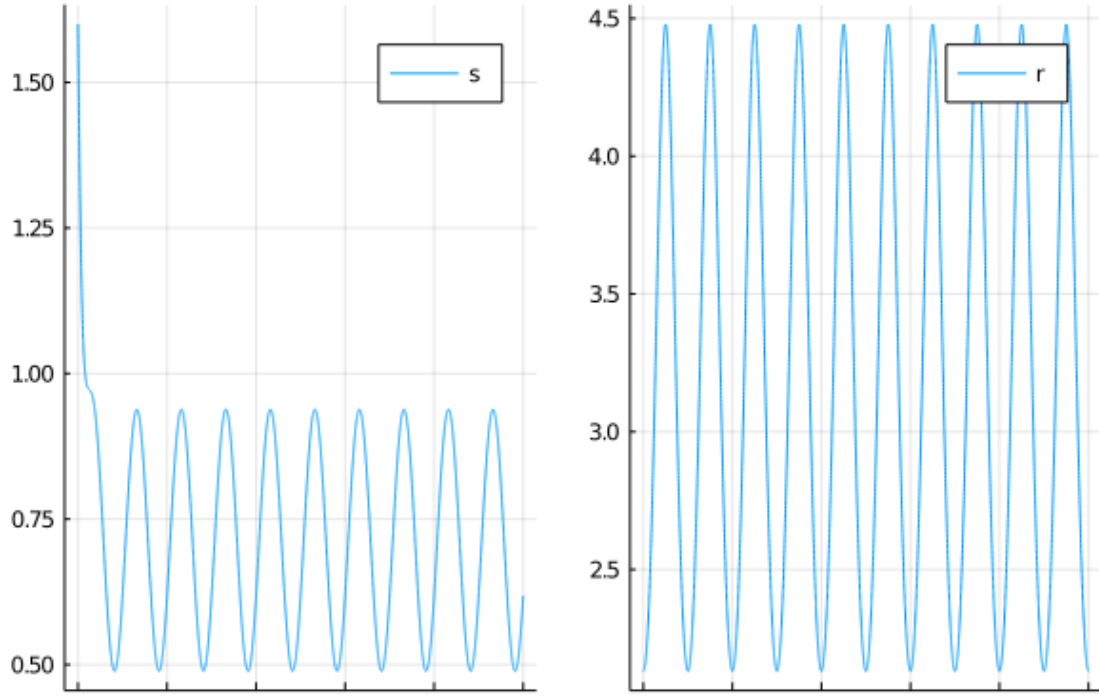
$$\dot{r} = \left(\frac{1}{a_1} - \frac{1}{a_2} \right) (\bar{u} - u(t)) r.$$

Cette équation peut s'intégrer directement, ce qui donne le résultat. $\square$

Corollaire 4. *Soit $r(\cdot)$ solution de (2.6), alors $r(\cdot)$ est T -périodique, ce qui signifie en particulier que les deux espèces x_1 et x_2 coexistent fortement.*

Remarque 23. *Contrairement aux quantités x_1 ou x_2 par exemple qui suivent un éventuel régime transitoire avant de converger vers une solution périodique, le ratio r est toujours périodique :*

$$r(kT) = r(0), \quad \forall k \in \mathbb{N}.$$


 FIGURE 2.4 – $s(\cdot)$ suit un régime transitoire contrairement à $r(\cdot)$

Corollaire 5. Soit $r^1(\cdot)$ et $r^2(\cdot)$ deux solutions de (2.6) avec les conditions initiales respectives $r^1(0)$ et $r^2(0)$, alors la quantité $t \mapsto \frac{r^1(t)}{r^2(t)}$ est constante égale à $\frac{r^1(0)}{r^2(0)}$.

Proposition 27. Le système (2.2) avec les fonctions de croissance spécifiques construites dans cette section admet une infinité de solutions périodiques de co-existence.

Démonstration. Soit $r_0 \in (0, +\infty)$. Il existe $x_1(0), x_2(0) > 0$ tels que $r_0 = \frac{x_1(0)^{\frac{1}{a_1}}}{x_2(0)^{\frac{1}{a_2}}}$. D'après la Proposition 22, la trajectoire $(x_1, x_2)(\cdot)$ de (2.2) telle que $(x_1, x_2)(0) = (x_1(0), x_2(0))$ converge vers une solution périodique notée $p_{r_0}(\cdot)$. Cette solution vérifie

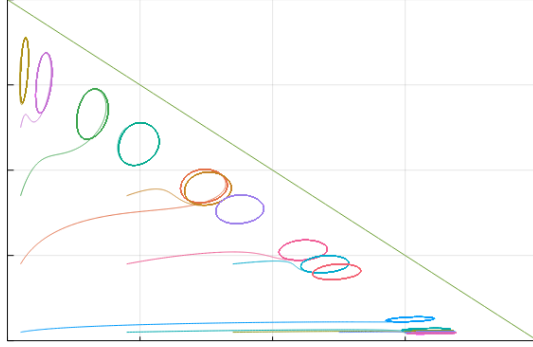
$$\frac{(p_{r_0})_1(kT)^{\frac{1}{a_1}}}{(p_{r_0})_2(kT)^{\frac{1}{a_2}}} = r_0, \quad \forall k \in \mathbb{N}. \quad (2.7)$$

Cette construction n'est pas bijective puisque plusieurs couples $(x_1(0), x_2(0))$ peuvent atteindre r_0 , mais permet d'associer à tout $r \in (0, +\infty)$ au moins une solution périodique p_r . On va maintenant montrer que pour deux valeurs de r distinctes, les solutions $p_r(\cdot)$ associées sont aussi distinctes.

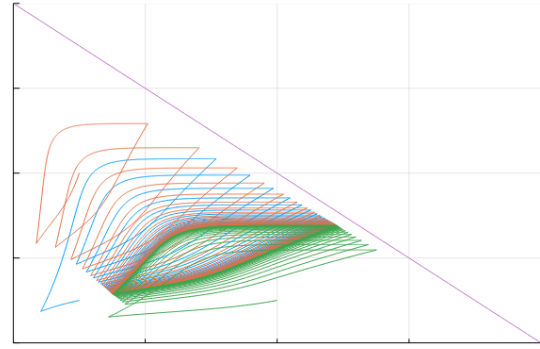
Soit $r, \rho \in (0, +\infty)$, avec deux solutions périodiques $p_r(\cdot)$ et $p_\rho(\cdot)$ associées. Les quantités r et ρ , dans le sens donné par (2.7), sont conservés sur les trajectoires

$p_r(\cdot)$ et $p_p(\cdot)$ respectivement. De plus, on a supposé que $u(\cdot)$ admettait T comme seule période, donc on peut appliquer la Proposition 25. On en déduit que les solutions périodiques $p_r(\cdot)$ et $p_p(\cdot)$ sont donc différentes et correspondent à deux cycles limites distincts.

On peut donc construire ainsi une infinité de solutions T -périodiques atteignables de (2.2), ce qui conclut la preuve. $\square$



(a) Cas linéaire avec intersection en $\bar{u}$: Une infinité de solutions périodiques de coexistence



(b) Cas non-linéaire : Convergence vers une seule solution périodique de coexistence

FIGURE 2.5 – Portait de phase du système (2.2) pour différentes conditions initiales

Remarque 24. Soit $(x_1, x_2)(\cdot)$ une solution T -périodique de (2.2). On a donc pour $i = 1, 2$ la relation

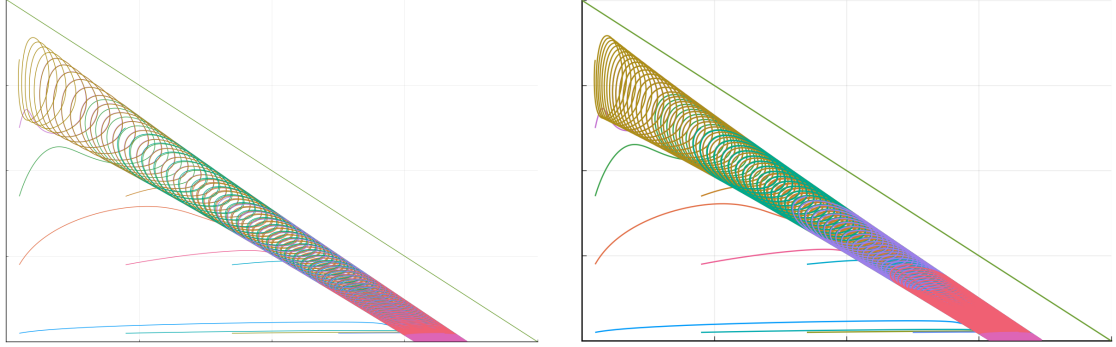
$$\bar{u} = \frac{1}{T} \int_0^T \mu_i(s(t)) dt = \mu_i \left(\frac{1}{T} \int_0^T s(t) dt \right).$$

Comme $\bar{u} = \mu_i(\bar{s})$, on a

$$\frac{1}{T} \int_0^T s(t) dt = \bar{s}.$$

Ainsi, toutes les solutions périodiques de la Figure 2.6a ont une concentration moyenne en substrat $\bar{s}$. Graphiquement, toutes les solutions semblent proches de la droite $x_1 + x_2 = s_{in} - \bar{s}$.

On peut se demander s'il n'est pas possible de relâcher l'une des deux hypothèses principales (linéarité et intersection en $\bar{u}$). Cependant, dès que l'une ou l'autre de ces hypothèses est perturbée, il semble que l'unicité de la solution périodique redevienne la norme.



(a) Cas linéaire perturbé : intersection en $\bar{u} + \epsilon$

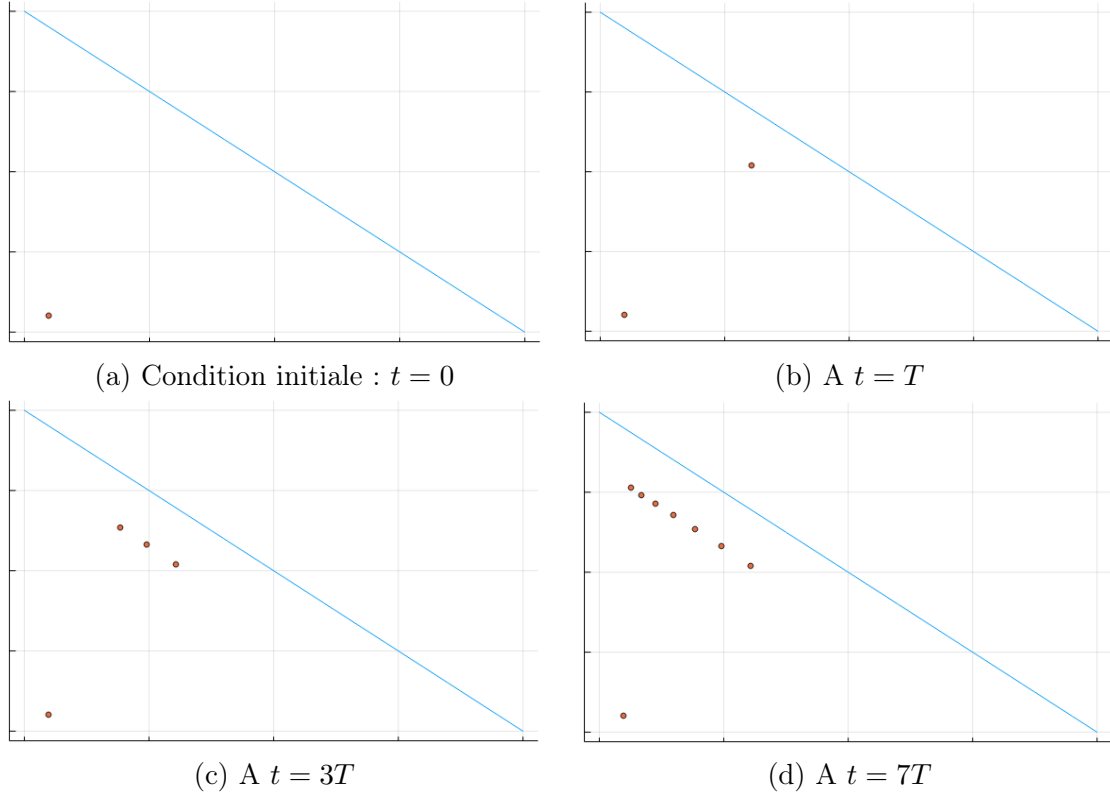
(b) Cas linéaire perturbé : $\mu_2(\cdot)$ est très faiblement convexe

FIGURE 2.6 – Portait de phase du système (2.2) perturbé pour différentes conditions initiales

2.2.3 Plusieurs phénomènes à des échelles de temps différentes

Au cours des nombreuses simulations effectuées pour ce travail, il ressort que la dynamique (2.2) semble exhiber un comportement que l'on pourrait rapprocher de celui d'un système *lent-rapide* : les points $(x_1, x_2)(kT)$ semblent d'abord se rapprocher d'une droite de pente -1 pour ensuite la suivre et atteindre leur équilibre.

Ainsi, le système agit comme si la dynamique (2.2), ou plutôt l'application de Poincaré associée T , était composition de deux phénomènes ayant lieu à des échelles de temps différentes : d'abord atteindre une certaine droite d'équation $x_1 + x_2 = k$ qui, pour poursuivre l'analogie avec les systèmes lents-rapides, jouerait le rôle de *variété lente*, puis suivre de cette droite jusqu'à l'équilibre.


 FIGURE 2.7 – Evolution du système $(x_1, x_2)(.)$ au cours du temps

Pour mieux comprendre analytiquement ce phénomène, on peut réécrire (2.2) en les variables $s(.)$ et $p(.)$, où p représente la proportion de l'espèce 1 dans la biomasse totale, c'est-à-dire

$$p = \frac{x_1}{x_1 + x_2}.$$

On a alors la dynamique sous la forme

$$\begin{cases} \dot{s} = (u(t) - (p\mu_1(s) + (1-p)\mu_2(s)))(s_{in} - s), \\ \dot{p} = p(1-p)(\mu_1(s) - \mu_2(s)). \end{cases} \quad (2.8)$$

Heuristiquement, on peut supposer que la quantité $(\mu_1 - \mu_2)(s)$ est "plus petite" que la quantité $-(p\mu_1(s) + (1-p)\mu_2(s) - u(t))$, la variable p sera donc une variable "plus lente" que la variable s . Cela correspond à l'observation : la droite $x_1 + x_2 = k$ correspond à une quantité $s = x_1 + x_2$ telle que $x_1 + x_2 = (P(x_1, x_2))_1 + (P(x_1, x_2))_2$.

Numériquement, on peut aussi essayer de constater comment cette propriété se manifeste sur l'application de Poincaré P . En particulier, on peut penser qu'il doit être possible de mettre en évidence deux comportements distincts de $x \mapsto P(x)$

selon que x est proche ou non de la droite de pente -1 qui joue le rôle de "variété lente". Pour cela, deux grandeurs ont été calculées numériquement, avec les mêmes paramètres que ceux utilisés pour la simulation de la Figure 2.7.

La première est un coefficient de Lipschitz sur une boule de rayon $R > 0$ de P , défini en $x \in I$ par

$$L(x) = \max_{y_1, y_2 \in B(x, R)} \frac{|P(y_1) - P(y_2)|}{|y_1 - y_2|}.$$

Comme les valeurs atteintes proches de zéro étaient très grande par rapport aux valeurs proches du point fixe de P , on les a tronquées (ici à la valeur 5.0) pour gagner en visibilité dans les graphiques. On obtient alors la figure suivante :

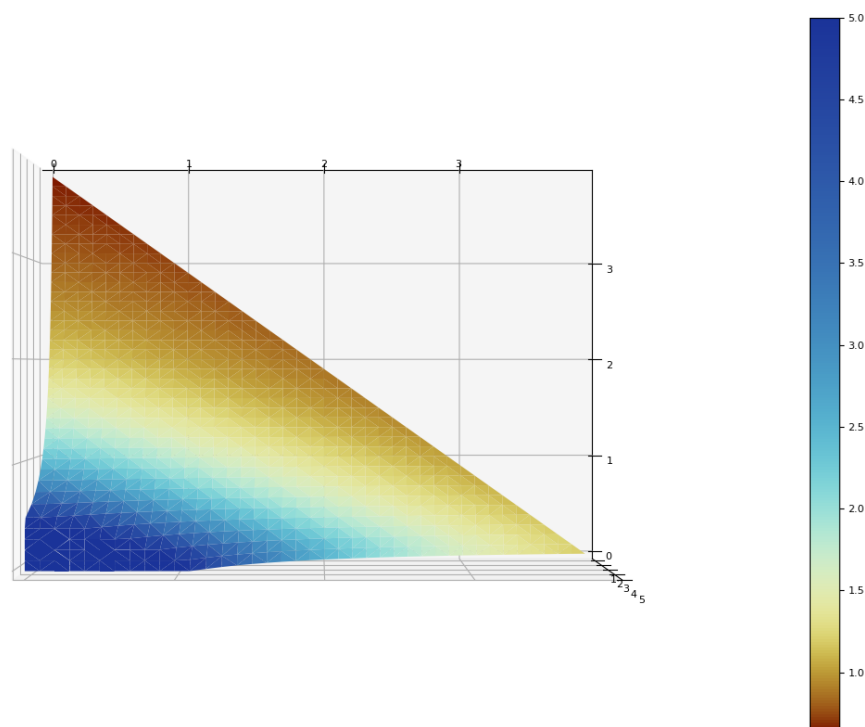


FIGURE 2.8 – Coefficients de Lipschitz locaux de P

On remarque que l'opérateur P tend à être localement contractif dans une zone proche de celle où se trouve son point fixe. On ne voit toutefois pas émerger une structure qui exhiberait un comportement particulier sur des bandes de pente -1 .

La deuxième grandeur sert à montrer à quel point P va projeter loin un point x donné. Ainsi, on a simplement calculé la quantité

$$D(x) = |P(x) - x|.$$

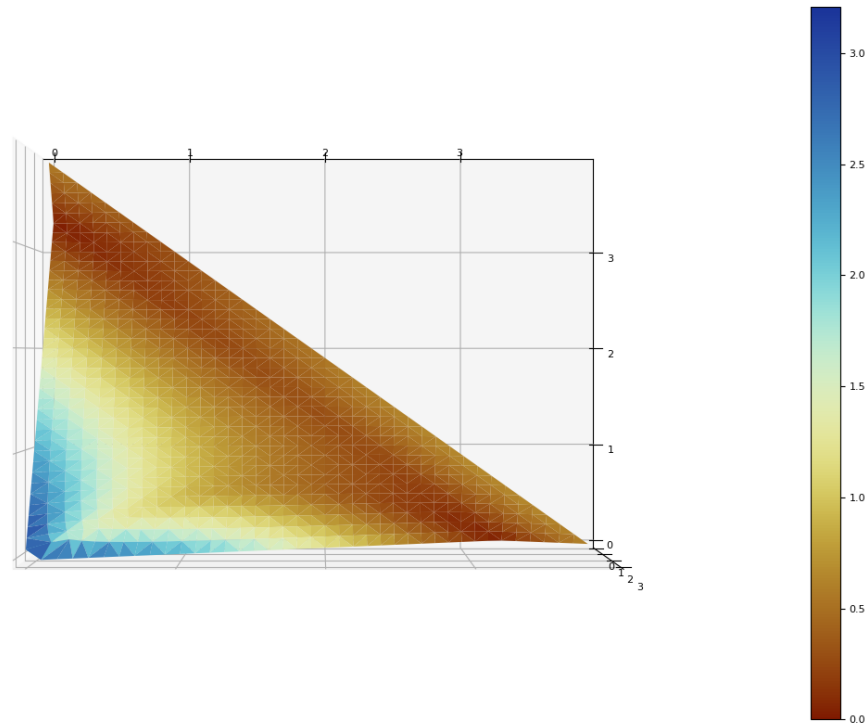


FIGURE 2.9 – Norme de $P(x) - x$

Cette figure fait plus clairement apparaître une bande de pente -1 , sur laquelle la norme $|P(x) - x|$ est très faible. Ainsi, une fois sur cette bande, la suite $(x_1, x_2)(kT)$ varie beaucoup moins, comme on peut le voir en Figure 2.7.

2.3 Sur-rendements dans le cas de deux espèces

2.3.1 Possibilités de sur-rendement

Les résultats de cette section sont analogues à ceux de [6, 7] et visent à examiner la possibilité de sur-rendement selon la convexité des fonctions de croissance $\mu_1(\cdot), \mu_2(\cdot)$.

On présente tout d'abord un résultat un peu plus général que celui de la Proposition 2 et qui empêche le sur-rendement.

Proposition 28. *Soit $u(\cdot)$ un contrôle T -périodique, et $\bar{s}_1, \bar{s}_2 \in (0, s_{in})$ tels que $\frac{1}{T} \int_0^T u(t)dt = \bar{u} = \mu_i(\bar{s}_i)$ pour $i = 1, 2$. S'il existe $i \in \{1, 2\}$, $\hat{\mu}_i(\cdot)$ telle que*

- $\hat{\mu}_i(\cdot)$ est continue, concave et croissante,
- $\mu_i(s) \leq \hat{\mu}_i(s)$, pour tout $s \in (0, s_{in})$,
- $\mu_i(\bar{s}_i) = \hat{\mu}_i(\bar{s}_i)$,

Alors pour toute solution $s(\cdot) = (s_{in} - x_1 + x_2)(\cdot)$ T -périodique de (2.2), on a

$$\frac{1}{T} \int_0^T s(t)dt \geq \bar{s}_i.$$

Démonstration. Supposons par l'absurde que $\frac{1}{T} \int_0^T s(t)dt < \bar{s}_i$. La croissance de $\hat{\mu}_i(\cdot)$ donne

$$\hat{\mu}_i\left(\frac{1}{T} \int_0^T s(t)dt\right) \leq \hat{\mu}_i(\bar{s}_i) = \mu_i(\bar{s}_i).$$

Par concavité, on a ensuite

$$\hat{\mu}_i\left(\frac{1}{T} \int_0^T s(t)dt\right) \geq \frac{1}{T} \int_0^T \hat{\mu}_i(s(t))dt \geq \frac{1}{T} \int_0^T \mu_i(s(t))dt.$$

Comme $s(\cdot)$ est T -périodique, on a $\frac{1}{T} \int_0^T \mu_i(s(t))dt = \frac{1}{T} \int u(t)dt$, et on peut alors déduire que

$$\frac{1}{T} \int_0^T s(t)dt \geq \bar{s}_i.$$

□

Corollaire 6. *Si $\mu_1(\cdot)$ et $\mu_2(\cdot)$ vérifie les hypothèses de la Proposition 28, alors le contrôle optimal pour le Problème (2.3) est d'appliquer $u(t) = \mu_{i^*}(\bar{s}_{i^*})$ où $\bar{s}_{i^*} = \min(\bar{s}_1, \bar{s}_2)$. Seule l'espèce i^* sera alors présente dans le chemostat sous ce régime de fonctionnement d'après le principe d'exclusion compétitive.*

Remarque 25. *Une espèce dont la fonction de croissance vérifie les hypothèses de 28 va introduire une borne inférieure de la fonction valeur du Problème 2.3.*

On peut ensuite constater que la convexité permet toujours le sur-rendement dans le cas de deux espèces.

Proposition 29. *Soit $u(\cdot)$ un contrôle T -périodique, et $\bar{s}_1, \bar{s}_2 \in (0, s_{in})$ tels que $\frac{1}{T} \int_0^T u(t)dt = \bar{u} = \mu_i(\bar{s}_i)$ pour $i = 1, 2$. S'il existe $i \in \{1, 2\}$, tel que $\mu_i(\cdot)$ soit convexe croissante, Alors pour toute solution $s(\cdot) = (s_{in} - x_1 + x_2)(\cdot)$ T -périodique de (2.2), on a*

$$\frac{1}{T} \int_0^T s(t)dt \leq \bar{s}_i.$$

Démonstration. La preuve est exactement la même que celle de la Proposition 1. $\square$

Remarque 26. *Cette proposition ne permet toutefois pas de comparer les performances en dépollution du chemostat à une espèce et du chemostat à deux espèces.*

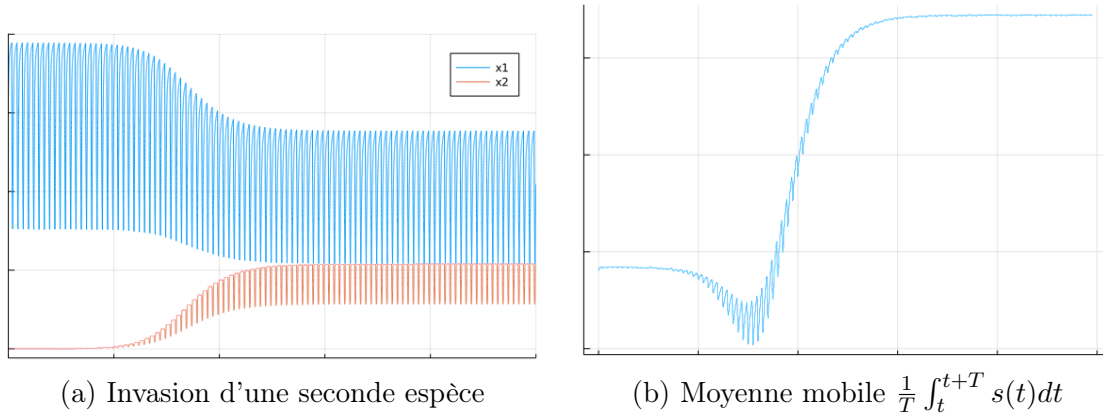


FIGURE 2.10 – Dégradation des performances avec l'installation d'une deuxième espèce convexe