

# Modèles de compétition - prédation dans les chemostats

Jean-Christophe Poggiale  
Tlemcen - Mai 2008

## 1 Introduction

Ce cours traite de la modélisation et de l'analyse de modèles de croissance et d'interactions biotiques dans un milieu de culture appelé chemostat. Ce type de dispositif peut être utilisé pour comprendre le fonctionnement de populations de microorganismes en interaction. Nous présentons dans la première section, les modèles de croissance les plus simples et discutons brièvement de la démarche de modélisation. Nous analysons l'un des modèles obtenus. La section suivante est dédiée à la compétition en chemostat et au principe d'exclusion compétitive. La section commence par un modèle à deux populations et nous montrons qu'une seule espèce peut subsister. Nous généralisons ce résultat à  $n$  espèces. Nous présentons ensuite un modèle de prédation et montrons que l'enrichissement du milieu de culture conduit à la destabilisation de l'équilibre positif pour donner des oscillations. Nous complétons cette section par l'analyse d'un modèle de virus. La section qui suit est consacrée à l'étude d'un petit réseau d'interactions trophiques. L'analyse s'appuie sur les résultats des sections précédentes. Enfin, nous abordons la dynamique des chemostats avec des apports variables périodiques. Ce cours s'appuie fortement sur le livre de référence de l'analyse des modèles et de la théorie des chemostats de Smith et Waltman (*The theory of the chemostat*, H.S. Smith, P. Waltman, Cambridge Studies in Mathematical Biology, 1994).

### Remarques préliminaires:

- Sans autre précision, on supposera dans tout le cours que les fonctions utilisées sont de classe  $C^1$ .
- Les méthodes utilisées pour l'analyse des modèles de ce cours sont présentées essentiellement dans les cours d'Eric Benoit et Robert Roussarie.

## 2 Modèles de croissance en chemostat

### 2.1 Formulation générale

Le chemostat est un dispositif expérimental comportant au moins deux compartiments: un réservoir de ressources nutritives et un milieu de culture (voir figure 1).

La ressource nutritive est en concentration fixée  $s_0$  dans le réservoir. Elle est apportée en continu dans le milieu de culture, à un taux noté  $D$ . Cette ressource est utilisée ensuite par une ou plusieurs populations. Chaque population est caractérisée notamment par un taux d'absorption de ressource et un taux de croissance. Dans le cas d'une population isolée, notons  $A$  le taux d'absorption de

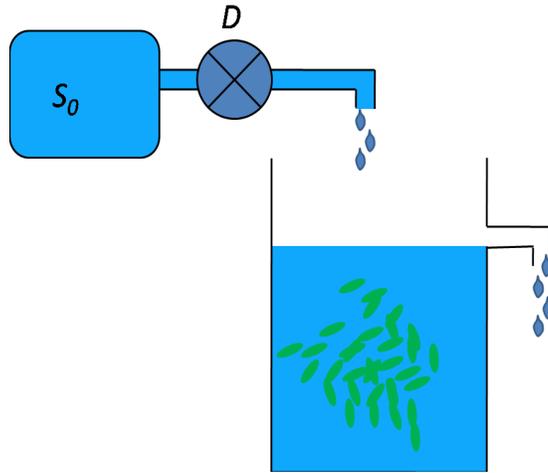


Figure 1: Schéma d'un chemostat

la ressource par unité de biomasse,  $\mu$  est le taux de croissance de la population. Une formulation générale est obtenue en faisant le bilan des termes faisant varier chacune des grandeurs d'intérêt. Supposons que nous ne considérons comme variables d'état que la ressource nutritive dans le milieu de culture et la biomasse de la population en culture. On note  $s(t)$  la concentration de ressources à l'instant  $t$  et  $x(t)$  la biomasse à l'instant  $t$ . La formulation est:

$$\frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - A(x, s)x \quad (1a)$$

$$\frac{dx}{dt} = \mu(x, s)x - Dx \quad (1b)$$

On fera des hypothèses dans la suite du cours qui permettent de rendre cette formulation générale assez plausible. Ce sont ces hypothèses qui permettent d'aboutir à des modèles différents à partir de la formulation générale précédente. Du point de vue de la modélisation, une attention particulière doit être apportée à la construction du jeu d'hypothèses et leur représentation mathématique. Par exemple, le taux unitaire d'absorption  $A$  est en général une fonction de  $s$  et de  $x$ , qui augmente avec  $s$  et qui s'annule pour  $s = 0$ . Nous allons voir dans la suite de cette section deux modèles de croissance classiques: le modèle de Monod (plutôt utilisé pour les organismes procaryotiques comme les bactéries par exemple) et le modèle de Droop, développé pour les cellules phytoplanctoniques par exemple.

Le chemostat est un outil développé pour comprendre le fonctionnement d'un système simplifié, contrôlé au laboratoire. Il est également largement utilisé dans

des applications nécessitant la production d'organismes vivants de petites tailles intervenant dans des réactions biochimiques, comme les bactéries par exemple. Celles-ci remplissent des fonctions très variées et peuvent être utilisées à des fins industriels. Le chemostat permet de travailler avec ce type d'organisme en routine. Cependant, la manipulation de ce type de matériel peut être difficile, notamment à cause de la difficulté de maîtriser les organismes vivants. Une bonne connaissance des diverses possibilités dynamiques d'un système en chemostat peut s'avérer très utile dans des optiques de contrôle par exemple.

## 2.2 Modèle de Monod

Le modèle de Monod s'appuie sur les hypothèses suivantes:

- le taux d'absorption  $A$  ne dépend que de  $s$ ;
- $\frac{dA}{ds} > 0$  pour tout  $s \geq 0$ ;
- $A(0) = 0$ ;
- le taux de croissance  $\mu$  est proportionnel au taux d'absorption unitaire  $A$  et la constante de proportionnalité  $e$  est appelée taux de conversion ou rendement de croissance.

Le modèle de Monod s'écrit donc:

$$\frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - A(s)x \quad (2a)$$

$$\frac{dx}{dt} = eA(s)x - Dx \quad (2b)$$

En s'appuyant sur le cours d'analyse qualitative des équations différentiels ordinaires (Cf. cours d'Eric Benoit), on peut analyser le comportement qualitatif des solutions positives de ce modèle. On peut par exemple montrer que toute solution issue d'une condition initiale contenue dans le quadrangle positif, reste dans le quadrangle positif lorsque le temps augmente (le quadrangle positif est alors dit positivement invariant). Par ailleurs, on peut montrer qu'il existe au plus une singularité de coordonnées positives  $(s^*, x^*)$  avec:

$$\begin{aligned} s^* &= A^{-1}\left(\frac{D}{e}\right) \\ x^* &= e(s_0 - s^*) \end{aligned}$$

Il apparaît clairement que cette solution est dans le quadrangle positif si et seulement si  $\frac{D}{e}$  admet un antécédent par  $A$  et  $s_0 > s^*$ , ce qui s'interprète par le fait que  $D$  ne doit pas être trop élevé pour éviter le "lessivage" des organismes et la concentration de ressources dans le réservoir doit être suffisante pour maintenir la population. Enfin, on peut montrer que si cet équilibre existe, il est globalement asymptotiquement stable, c'est - à - dire que toute solution issue d'une condition initiale contenue dans le quadrangle positif et différente de  $(s_0, 0)$  converge vers cet équilibre. La preuve peut, par exemple, être réalisée en utilisant le changement de variable  $(s, x) \mapsto (z, x)$  avec  $z = es + x$  et le lemme de séparation, qui s'énonce ainsi:

**Lemme:** On considère le système:

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

où  $x \in \mathbb{R}^n$  et  $y \in \mathbb{R}^m$ . On suppose que:

-  $y^* \in \mathbb{R}^m$  est un équilibre globalement asymptotiquement stable de la seconde équation;

-  $x^* \in \mathbb{R}^n$  est un équilibre globalement asymptotiquement stable de :  $\frac{dx}{dt} = f(x, y^*)$ ;

- Toutes les solutions du système sont bornées.

Alors  $(x^*, y^*) \in \mathbb{R}^{n+m}$  est un équilibre globalement asymptotiquement stable.

**Remarque:** une formulation usuelle pour le taux d'absorption unitaire est la fonction hyperbolique appelée "modèle de Michaëlis - Menten":  $A(s) = \frac{V_{\max}s}{K_s + s}$  où  $V_{\max}$  désigne la vitesse unitaire maximale d'absorption et  $K_s$  est la constante de demi-saturation.

Notons que le système (2) peut se simplifier au moyen des changements de variables et de paramètres suivants:

$$\begin{aligned}\bar{s} &= \frac{s}{s_0} \\ \bar{x} &= \frac{x}{e s_0} \\ \bar{t} &= D t \\ \bar{a} &= \frac{e a}{D} \\ \bar{b} &= \frac{b}{s_0}\end{aligned}$$

On obtient alors le modèle suivant, écrit en supprimant les barres sur les symboles pour plus de lisibilité:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= 1 - s - \frac{as}{b+s}x \\ \frac{dx}{dt} &= \left( \frac{ax}{b+s} - 1 \right) x\end{aligned}$$

Autrement dit, en mesurant le temps en  $D^{-1}$  (qui est une durée) et le substrat et la biomasse en unité de  $s_0$ , on obtient un système équivalent contenant moins de paramètres, qui correspond à la situation où le taux de dilution vaut 1 et le taux de conversion (ou rendement de croissance) vaut 1 également. Cette démarche sera réutilisée dans la suite du cours.

## 2.3 Modèle de Droop

En 1958, Droop a proposé un modèle de croissance de population de cellules phytoplanctoniques limitées par une vitamine. Ce modèle est maintenant largement utilisé. Il s'appuie sur les hypothèses suivantes:

- le taux d'absorption  $A$  ne dépend que de  $s$ ;
- $\frac{dA}{ds} > 0$  pour tout  $s \geq 0$ ;
- $A(0) = 0$ ;
- le taux de croissance  $\mu$  ne dépend pas de la concentration en ressources limitantes dans le milieu, mais de la quantité de ressources absorbée par cellule, appelée quota cellulaire  $q(t)$ ;
- $\mu$  est une fonction hyperbolique croissante de  $q$  qui tend vers  $-\infty$  quand  $q$  tend vers 0 et qui tend vers un taux maximal de croissance  $\mu_{\max}$  quand  $q$  tend vers  $+\infty$ :

$$\mu(q) = \mu_{\max} \left( 1 - \frac{q_m}{q} \right)$$

Le modèle s'écrit alors de la manière suivante:

$$\begin{aligned} \frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - A(s)x \\ \frac{dx}{dt} &= \mu_{\max} \left( 1 - \frac{q_m}{q} \right) x - Dx \end{aligned}$$

Afin de compléter ce modèle, nous ajoutons une équation pour le quota en nous appuyant sur la conservation de la masse. Afin de fixer les idées, on supposera par exemple que la ressource s'exprime en masse d'un élément (carbone, azote, etc.) par unité de volume. Le volume du milieu de culture est constant. La conservation de la masse est donc donnée par:

$$s + qx = C^{te} \text{ si } D = 0$$

Par conséquent, l'équation de  $q$  en découle:

$$\frac{dq}{dt} = A(s) - \mu_{\max}(q - q_m)$$

Le paramètre  $q_m$  (appelé quota minimal) représente la quantité minimale de ressource que doit contenir une cellule pour pouvoir se dupliquer: la croissance de la population cellulaire n'a lieu que si  $q > q_m$ .

## 2.4 Echelles de temps et équation logistique

Les cinétiques d'absorption sont généralement plus rapides que les cinétiques de croissance, de l'ordre de l'heure pour l'absorption à la journée pour la croissance de la population. Si on utilise cette hypothèse en la formalisant au moyen d'un petit paramètre d'échelle de temps  $\varepsilon$ , on obtient le système lent-rapide suivant (cf. Cours de Robert Roussarie):

$$\begin{aligned}\frac{ds}{d\tau} &= \varepsilon D (s_0 - s) - A(s) x \\ \frac{dq}{d\tau} &= A(s) - \varepsilon \mu_{\max} (q - q_m) \\ \frac{dx}{d\tau} &= \varepsilon \mu_{\max} \left(1 - \frac{q_m}{q}\right) x - \varepsilon D x\end{aligned}$$

On pose:  $z = s + qx$  ce qui donne:

$$\frac{dz}{d\tau} = \varepsilon D (s_0 - z)$$

Plaçons-nous sur le plan  $z = s_0$ . Le modèle de Droop s'écrit:

$$\begin{aligned}\frac{dq}{d\tau} &= A(s_0 - qx) - \varepsilon \mu_{\max} (q - q_m) \\ \frac{dx}{d\tau} &= \varepsilon \mu_{\max} \left(1 - \frac{q_m}{q}\right) x - \varepsilon D x\end{aligned}$$

C'est une  $\varepsilon$ -perturbation du système:

$$\begin{aligned}\frac{dq}{d\tau} &= A(s_0 - qx) \\ \frac{dx}{d\tau} &= 0\end{aligned}$$

La première équation admet un équilibre globalement asymptotiquement stable sur  $\mathbb{R}^+$ , donné par  $q = q_e = \frac{s_0}{x}$ . Comme  $\frac{dA}{ds} > 0$  pour tout  $s \geq 0$ , on en déduit que  $\frac{d}{dq}(A(s_0 - qx))|_{q=q_e} < 0$ . Le théorème de persistance de variété invariante de Fenichel permet de conclure que la variété invariante  $M_0 = \{(q, x); q = q_e\}$  persiste sous de petite perturbation et qu'il existe pour  $\varepsilon > 0$  assez petit une variété invariante  $M_\varepsilon$ , graphe d'une application  $q = q(x, \varepsilon)$  avec  $q(x, 0) = \frac{s_0}{x}$ . La réduction du système différentiel à la variété invariante  $M_\varepsilon$  est:

$$\frac{dx}{d\tau} = \varepsilon \mu_{\max} x \left(1 - \frac{q_m}{s_0} x\right) - \varepsilon D x + o(\varepsilon)$$

En posant  $t = \varepsilon \tau$  et en négligeant le terme  $o(\varepsilon)$ , cette équation prend la forme d'une équation logistique:

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

où  $r = \mu_{\max} - D$  et  $K = \frac{s_0(\mu_{\max} - D)}{q_m \mu_{\max}}$ .

L'utilisation de cette forme logistique est couramment utilisée dans les modèles mathématiques en écologie. Les analyses mathématiques des modèles fondés sur l'équation logisitque ont apporté de nombreux résultats théoriques intéressants (nous en verrons deux dans ce cours), mais il faut conserver à l'esprit que cette équation est fondée sur des hypothèses biologiques fortes et une vérification des résultats théoriques obtenus avec cette équation en utilisant des modèles plus réalistes, comme en fournissent le chemostat, peut s'avérer utile et parfois enrichissante.

## 2.5 Travaux dirigés

**Exercice 1:** On considère le système différentiel suivant sur  $\mathbb{R}^2$ :

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - \frac{as}{b+s}x \\ \frac{dx}{dt} &= e\frac{as}{b+s}x - Dx\end{aligned}$$

où tous les paramètres sont strictement positif.

- 1) Montrer que le domaine  $(\mathbb{R}^+)^2$  est positivement invariant.
- 2) A quelle(s) condition(s) sur les paramètres existe-t'il un équilibre positif?
- 3) Montrer, en utilisant le lemme de séparation, que lorsque l'équilibre positif existe, il est globalement asymptotiquement stable sur  $(\mathbb{R}^{+*})^2$
- 4) Montrer que lorsque l'équilibre positif existe, il est globalement asymptotiquement stable sur  $(\mathbb{R}^{+*})^2$  en utilisant le théorème de Poincaré - Bendixon.

**Exercice 2:** On considère le système différentiel suivant sur  $\mathbb{R}^3$ :

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - \frac{as}{b+s}x \\ \frac{dq}{dt} &= \frac{as}{b+s} - \mu_{\max}(q - q_m) \\ \frac{dx}{dt} &= \mu_{\max}\left(1 - \frac{q_m}{q}\right)x - Dx\end{aligned}$$

où tous les paramètres sont strictement positif.

- 1) Montrer que le domaine  $(\mathbb{R}^+)^3$  est positivement invariant.
- 2) A quelle(s) condition(s) sur les paramètres existe-t'il un équilibre positif?
- 3) Montrer que lorsque l'équilibre positif existe, il est globalement asymptotiquement stable sur  $(\mathbb{R}^{+*})^3$ .

## 3 Modèles de compétition en chemostat: analyse et interprétation

Cette section est consacrée à une brève description des modèles de compétition en chemostat. Nous rappelons tout d'abord comment ils illustrent le principe

d'exclusion compétitive (démontré expérimentalement dans certaines conditions). Ce principe est le suivant: "En conditions homogènes, il ne peut survivre plus d'espèces que de ressources limitantes". Nous l'illustrerons avec un modèle à une ressource limitante et deux compétiteurs. En ce qui concerne le plancton en milieu marin, Hutchinson a souligné la grande diversité phytoplanctonique en regard au nombre restreint de ressources, introduisant ainsi le "paradoxe du plancton". Diverses hypothèses ont été suggérées pour expliquer ce paradoxe. Nous montrerons comment le chemostat permet de mettre en évidence le principe d'exclusion compétitive et fournit également un dispositif autorisant le test d'hypothèses pour expliquer le paradoxe. Cette démarche permet de comprendre comment maintenir une biodiversité suffisante dans un dispositif où chaque espèce peut remplir des fonctions d'intérêt. Les hypothèses avancées sont en gros de deux ordres: variabilité et hétérogénéité de l'environnement et relations trophiques. Dans cette section, nous aborderons les apports variables. Les hypothèses concernant les relations trophiques seront envisagées dans la section suivante.

### 3.1 Principe d'exclusion compétitive

#### 3.1.1 Deux populations en compétition pour une ressource

Considérons un système de deux populations dans un chemostat contenant une ressource limitante. On note  $x_i(t)$  la biomasse de l'espèce  $i$ ,  $i = 1, 2$  à l'instant  $t$  et on note  $s(t)$  la concentration en ressource dans le milieu de culture. L'extension naturelle du modèle de Monod à deux populations est donnée par le système différentiel suivant:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - A_1(s)x_1 - A_2(s)x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} &= e_1 A_1(s)x_1 - Dx_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= e_2 A_2(s)x_2 - Dx_2\end{aligned}$$

où  $A_i(s)$  désigne le taux unitaire d'absorption de ressource par l'espèce  $i$  et  $e_i$  est le rendement de croissance de l'espèce  $i$ . On a vu que ce système peut être ramené au suivant:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= 1 - s - A_1(s)x_1 - A_2(s)x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} &= A_1(s)x_1 - x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= A_2(s)x_2 - x_2\end{aligned}$$

La recherche des équilibres nécessite de résoudre le système d'équations

algébriques suivant:

$$\begin{aligned} 1 - s - A_1(s)x_1 - A_2(s)x_2 &= 0 \\ A_1(s)x_1 - x_1 &= 0 \\ A_2(s)x_2 - x_2 &= 0 \end{aligned}$$

Les deux dernières équations ne sont satisfaites que si l'une des variables  $x_i$  s'annule car, si les deux populations sont différentes, alors les deux équations  $A_i(s) = 1$  ne peuvent être satisfaites simultanément (pour  $i = 1$  et  $i = 2$ ). Par conséquent, il n'y a pas d'équilibre positif. A l'équilibre, l'une des populations au moins est exclue. On pose  $\lambda_i = A_i^{-1}(1)$  si cette quantité existe. Supposons que  $\lambda_1 < \lambda_2$  et  $\lambda_1 < 1$ , alors l'espèce 2 est exclue. Plus précisément, l'équilibre  $(\lambda_1, 1 - \lambda_1, 0)$  est globalement asymptotiquement stable. Remarquons que le cas  $\lambda_1 = \lambda_2$  correspond au cas particulier où les deux espèces sont la même.

Sur le plan expérimental, Hansel et Hubbell ont proposé une série d'expériences dans un article en 1980, où ils montrent que le paramètre  $\lambda$  est celui qui détermine l'espèce la plus compétitive.

### 3.1.2 Un nombre $n$ quelconque de populations en compétition pour une ressource

Sur le même principe, on peut montrer qu'il ne peut y avoir plus de  $n$  espèces sur  $n$  ressources limitantes. C'est un fait couramment observé dans les milieux de culture depuis le milieu du XXème siècle. Pour des raisons écologiques, certains auteurs ont essayé de comprendre à quelles conditions on pouvait maintenir plus de  $n$  espèces sur  $n$  ressources limitantes. Les mécanismes les plus répandus sont les suivants:

- la présence d'espèces mutualistes, qui produisent l'équivalent de ressources manquantes;
- la présence de prédateurs;
- la variabilité des apports de ressources.

Le dernier point peut être utilisé dans les chemostats pour essayer de maintenir une biodiversité spécifique suffisamment élevée pour disposer de la biodiversité fonctionnelle requise. Nous évoquons quelques travaux précurseurs dans ce domaine.

On considère le modèle suivant:

$$\begin{aligned} \frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - \sum_{i=1}^n A_i(s)x_i \\ \frac{dx_i}{dt} &= e_i A_i(s)x_i - D x_i \end{aligned}$$

En posant  $\bar{t} = Dt$ ,  $\bar{s} = \frac{s}{s_0}$  et  $\bar{x}_i = \frac{x_i}{e_i s_0}$  et en omettant les barres sur les symboles pour simplifier les notations, le modèle devient:

$$\frac{ds}{dt} = 1 - s - \sum_{i=1}^n A_i(s) x_i \quad (3a)$$

$$\frac{dx_i}{dt} = A_i(s) x_i - x_i, i = 1 \dots n \quad (3b)$$

On suppose que les fonctions  $A_i$  de  $\mathbb{R}^+$  dans  $\mathbb{R}^+$  sont monotones croissantes et s'annulent en 0. On note  $\lambda_i = A_i^{-1}(1)$  si cette quantité existe et  $\lambda_i = +\infty$  dans le cas contraire. On suppose enfin que les équations sont ordonnées de telle sorte que  $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < \dots < \lambda_n$ . Pour le système (3), le cône positif est positivement invariant. Posons  $z = s + \sum_{i=1}^n x_i - 1$ , le système (3) équivaut à :

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= -z \\ \frac{dx_i}{dt} &= A_i \left( 1 + z - \sum_{j=1}^n x_j \right) x_i - x_i, i = 1, \dots, n \end{aligned}$$

Clairement,  $z$  tend exponentiellement vite vers 0. Sur cet hyperplan  $\{z = 0\}$  qui est invariant, le système devient :

$$\frac{dx_i}{dt} = A_i \left( 1 - \sum_{j=1}^n x_j \right) x_i - x_i, i = 1, \dots, n \quad (4)$$

L'ensemble  $\Omega = \{(x_1, \dots, x_n); x_i \geq 0; \sum_{i=1}^n x_i \leq 1\}$  est positivement invariant.

**Proposition:** Si  $\lambda_i \geq 1$  pour une valeur de  $i$ , alors :

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

La démonstration repose sur l'existence d'une fonction de Liapunov et du théorème de LaSalle. Nous rappelons ici ce théorème. Considérons un système différentiel de la forme :

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad (5)$$

où  $f \in C^1$  sur un ouvert de  $\mathbb{R}^n$ . Soit  $W$  un ensemble fermé et positivement invariant pour le système (5). On dit que la fonction  $H$  définie sur un sous-ensemble  $V$  de  $W$  est une fonction de Liapunov pour le système (5) si :

- a)  $H \in C^1$  sur  $V$ ;
- b) pour tout  $x_0 \in \bar{V}$ , la limite

$$\lim_{\substack{x \rightarrow x_0 \\ x \in V}} H(x)$$

existe dans  $\mathbb{R} \cup \{+\infty\}$ ;

c)  $\frac{dH}{dt} \equiv \nabla H \cdot f \leq 0$  sur  $V$ .

On étend le domaine de la fonction  $H$  à la fermeture  $\bar{V}$  de  $V$  de la manière suivante. En chaque  $x_0 \in \bar{V} \setminus V$ , on étend  $H$  par la valeur de la limite quand  $x$  tend vers  $x_0$  en restant dans  $V$  de  $H(x)$ . Si  $H(x_0) < +\infty$ , alors on définit la dérivée temporelle de  $H$  par:

$$\frac{dH}{dt}(x_0) = \limsup_{h \rightarrow 0} \left( \frac{H(x(h)) - H(x_0)}{h} \right)$$

où  $x(t)$  est la solution de (5) vérifiant la condition initiale  $x(0) = x_0$ .

On définit l'ensemble  $L = \{x \in \bar{V}; V(x) < +\infty, \frac{dV}{dt}(x) = 0\}$  et on note  $M$  le plus grand sous-ensemble de  $L$  invariant pour le système (5). Le théorème s'énonce ainsi:

**Théorème:** (Corollaire de LaSalle) *Supposons que  $H$  soit une fonction de Liapunov pour (5). sur l'ensemble  $V$  et soit  $\gamma^+ = \{x(t); t \geq 0\}$  une orbite bornée de (5) contenue dans  $V$ . L'ensemble  $\omega$ -limite de  $\gamma^+$  appartient à  $M$ .*

Revenons maintenant au modèle de compétition et démontrons la proposition. On définit la fonction  $H$  par:

$$H(x) = x_i$$

On a:

$$\frac{dH}{dt}(x(t)) = \frac{dx_i}{dt} = \left( A_i \left( 1 - \sum_{j=1}^n x_j \right) - 1 \right) x_i \leq (A_i(1) - 1) x_i \leq 0$$

sur  $\bar{V} = \Omega$  car  $A_i$  est croissante,  $\lambda_i \leq 1$  et  $A_i(\lambda_i) = 1$ . D'après l'expression précédente, si  $\lambda_i < 1$ , l'ensemble  $L = \{x \in \bar{V}; \frac{dV}{dt}(x) = 0\}$  est:  $L = \{x \in \bar{V}; x_i = 0\}$

et si  $\lambda_i = 1$ ,  $L = \{x \in \bar{V}; x_i = 0\} \cup \left\{ x \in \bar{V}; \sum_{j=1}^n x_j = 1 \right\}$ . Sur  $\left\{ x \in \bar{V}; \sum_{j=1}^n x_j = 1 \right\}$ ,

le champ de vecteur pointe vers l'intérieur de  $\bar{V}$  donc ce sous-ensemble de  $L$  n'est pas invariant. Le plus grand sous-ensemble invariant de  $L$  est donc  $\{x \in \bar{V}; x_i = 0\}$ . D'après le théorème de LaSalle, on peut conclure que  $x_i(t)$  tend vers 0 quand  $t$  tend vers  $+\infty$ .

Supposons que  $0 < \lambda_1 < 1$  et notons  $E_1 = (1 - \lambda_1, 0, \dots, 0)$ ,  $E_1$  est un équilibre. On a le résultat suivant:

**Théorème:** *Soit  $x(t)$  une solution de (4) sur  $\Omega$  vérifiant  $x_1(t) > 0$ . Alors:*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = E_1$$

**Exercice:** Cet exercice vise à démontrer le théorème ci-dessus. On définit

une partition de  $\Omega$  de la manière suivante:

$$\begin{aligned}\Delta &= \left\{ x \in \Omega; \sum_{i=1}^n x_i = 1 - \lambda_1 \right\} \\ B &= \left\{ x \in \Omega; \sum_{i=1}^n x_i < 1 - \lambda_1 \right\} \\ C &= \left\{ x \in \Omega; \sum_{i=1}^n x_i > 1 - \lambda_1 \right\}\end{aligned}$$

1) Montrer que  $\frac{d}{dt} \left( \sum_{i=1}^n x_i \right) < 0$  sur  $(C \cup \Delta) \setminus E_1$ . En déduire que  $B$  est positivement invariant.

2) En utilisant la fonction de Liapunov  $H(x) = \sum_{i=1}^n x_i$  sur  $C$ , montrer que si  $x(t) \in C$  pour tout  $t \geq 0$  alors  $x(t) \rightarrow E_1$  quand  $t \rightarrow +\infty$ .

3) Considérons une solution telle que  $x(0) \in B$  et  $x_1(0) > 0$ . Montrer que  $\frac{dx_1}{dt} > 0$ .

4) En utilisant la fonction de Liapunov  $H(x) = -x_1$ , montrer que  $x(t) \rightarrow E_1$  quand  $t \rightarrow +\infty$ .

5) Conclure.

## 4 Modèles de prédation en chemostat : analyse et interprétation

Nous décrivons dans cette section comment construire des modèles d'interactions trophiques et proposons des méthodes d'analyse des modèles obtenus.

### 4.1 Modèle bactérie - bactériovore

Le modèle d'interaction trophique le plus simple est constitué de deux populations: une proie (les bactéries) et un prédateur (les bactériovores). On supposera qu'en l'absence des prédateurs, le modèle se réduit à un modèle de Monod et on prendra un taux d'absorption unitaire de type Michaëlis - Menten. Le modèle s'écrit:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - \frac{as}{b+s}x \\ \frac{dx}{dt} &= e \frac{as}{b+s}x - Dx - \frac{\alpha x}{\beta+x}y \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma \frac{\alpha x}{\beta+x}y - Dy\end{aligned}$$

Le paramètre  $\alpha$  désigne le taux maximal d'ingestion des proies par prédateur,  $\beta^{-1}$  est lié au temps nécessaire à chaque bactériovore pour consommer une proie.

C'est ce temps qui conduit à la saturation de la consommation de proies lorsque celles-ci sont abondantes.  $\gamma$  est le coefficient de conversion, qui représente la quantité de prédateur produite par unité de proie consommée. On peut comme précédemment transformer ce modèle au moyen de changements de variables et de paramètres et obtenir le système équivalent suivant:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= 1 - s - \frac{as}{b+s}x \\ \frac{dx}{dt} &= \frac{as}{b+s}x - x - \frac{\alpha x}{\beta+x}y \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\alpha x}{\beta+x}y - y\end{aligned}$$

Le cône positif  $E^+ = \{(s, y, z) / s \geq 0; x \geq 0; y \geq 0\}$  est positivement invariant. Posons  $z = 1 - s - x - y$ , alors:

$$\frac{dz}{dt} = -z$$

Etudions tout d'abord la dynamique du système dans le plan  $z = 0$ . Dans ce plan,  $s = 1 - x - y$ , le modèle se réduit aux deux équations:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{a(1-x-y)}{b+1-x-y}x - x - \frac{\alpha x}{\beta+x}y \quad (6a)$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{\alpha x}{\beta+x}y - y \quad (6b)$$

avec  $x \geq 0, y \geq 0$  et  $x + y \leq 1$ .

Les équilibres sont donnés par:

$$\begin{aligned}\left(\frac{a(1-x-y)}{b+1-x-y} - 1 - \frac{\alpha}{\beta+x}y\right)x &= 0 \\ \left(\frac{\alpha x}{\beta+x} - 1\right)y &= 0\end{aligned}$$

On pose  $\lambda_1 = \frac{b}{a-1}$  et  $\lambda_2 = \frac{\beta}{\alpha-1}$  et on suppose que  $\alpha > 1, a > 1$  et  $\lambda < 1$ . Les équilibres sont:  $E_1 = (0, 0)$ ,  $E_2 = (1 - \lambda_1, 0)$  et éventuellement un équilibre positif  $E_3 = (x^*, y^*)$  où  $x^* = \lambda_2$  et  $y^*$  vérifie l'équation:

$$\frac{a(1 - \lambda_2 - y^*)}{b + 1 - \lambda_2 - y^*} - 1 = \frac{y^*}{\lambda_2}$$

ce qui équivaut à:

$$(a-1)(1 - \lambda_2 - y^*) - b = \frac{y^*}{\lambda_2}(b + 1 - \lambda_2 - y^*)$$

et comme  $b = (a - 1) \lambda_1$ , l'équation précédente devient:

$$(a - 1)(1 - \lambda_1 - \lambda_2 - y^*) = \frac{y^*}{\lambda_2} (b + 1 - \lambda_2 - y^*)$$

Comme  $x + y \leq 1$ , on a  $\lambda_2 + y^* \leq 1$  donc le terme de droite de l'équation ci-dessus est positif. Il ne peut donc y avoir un équilibre positif que si le terme de gauche est positif. Comme  $a > 1$ , il faut nécessairement avoir:  $\lambda_1 + \lambda_2 < 1$ .

Procédons à une linéarisation du système (6). La matrice jacobienne en un point  $(x, y)$  est:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{a(1-x-y)}{b+1-x-y} - 1 - \frac{\alpha}{\beta+x}y + x \left( \frac{-ab}{(b+1-x-y)^2} + \frac{\alpha}{(\beta+x)^2}y \right) & \frac{-ab}{(b+1-x-y)^2}x - \frac{\alpha x}{\beta+x} \\ \frac{\alpha\beta}{(\beta+x)^2}y & \frac{\alpha x}{\beta+x} - 1 \end{pmatrix}$$

A l'équilibre  $E_1$ , cette matrice devient:

$$J_1 = \begin{pmatrix} \frac{a}{b+1} - 1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{(a-1)(1-\lambda_1)}{b} & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

Comme  $a > 1$ , l'équilibre  $E_1$  est localement stable si  $\lambda_1 > 1$ . Remarquons que dans ce cas, les équilibres  $E_2$  et  $E_3$  ne sont pas dans le quadrat positif, qui est positivement invariant. De plus, les solutions positives du modèle sont bornées, donc d'après le théorème de Poincaré-Bendixon, l'équilibre  $E_1$  est globalement asymptotiquement stable. Si  $\lambda_1 < 1$ , l'équilibre  $E_1$  est un point selle. Les axes de coordonnées sont les espaces propres. L'axe des prédateurs correspond à la valeur propre  $-1$ , l'axe des proies à la valeur propre  $\frac{(a-1)(1-\lambda_1)}{b}$ .

Supposons maintenant que  $\lambda_1 < 1$  et étudions l'équilibre  $E_2$ , la matrice jacobienne est:

$$J_2 = \begin{pmatrix} \frac{-ab(1-\lambda_1)}{(b+\lambda_1)^2} & \frac{-ab(1-\lambda_1)}{(b+\lambda_1)^2} - \frac{\alpha(1-\lambda_1)}{\beta+1-\lambda_1} \\ 0 & \frac{(\alpha-1)(1-\lambda_1-\lambda_2)}{\beta+1-\lambda_1} \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont  $\frac{-ab(1-\lambda_1)}{(b+\lambda_1)^2}$  et  $\frac{(\alpha-1)(1-\lambda_1-\lambda_2)}{\beta+1-\lambda_1}$ . La première est négative et son espace propre est l'axe des proies. La seconde a le signe de  $1 - \lambda_1 - \lambda_2$ . Si  $\lambda_1 + \lambda_2 > 1$ , alors  $E_2$  est localement stable. De plus, l'équilibre  $E_3$  n'est pas dans le quadrat positif. Le théorème de Poincaré Bendixon permet de conclure que  $E_2$  est l' $\omega$ -limite de toutes les trajectoires dont les conditions initiales sont strictement positives.

Nous supposons maintenant que  $\lambda_1 + \lambda_2 < 1$ . L'équilibre  $E_3$  est dans le quadrat positif. Sa stabilité locale est déterminée au moyen de la matrice jacobienne:

$$J_3 = \begin{pmatrix} \lambda_2 \left( \frac{-ab}{(b+1-\lambda_2-y^*)^2} + \frac{\alpha y^*}{(\beta+\lambda_2)^2} \right) & \frac{-ab\lambda_2}{(b+1-\lambda_2-y^*)^2} - 1 \\ \frac{\alpha\beta}{(\beta+\lambda_2)^2}y^* & 0 \end{pmatrix}$$

Le déterminant de  $J_3$  est positif et sa trace a le signe de :

$$\frac{-ab}{(b+1-\lambda_2-y^*)^2} + \frac{\alpha y^*}{(\beta+\lambda_2)^2}$$

Par conséquent, l'équilibre  $E_3$  est localement stable si:

$$\frac{\alpha y^*}{(\beta+\lambda_2)^2} < \frac{ab}{(b+1-\lambda_2-y^*)^2}$$

Dans le cas contraire, le théorème de Poincaré - Bendixon permet de conclure à l'existence d'un cycle limite stable. La bifurcation de Hopf correspondant au changement de sens de cette inégalité a été démontrée expérimentalement sur un système composé de rotifères planctoniques (*Brachionus calyciflorus*) broutant des cellules phytoplanctoniques (*Chlorella vulgaris*) dans un article publié par Fussman et ses collaborateurs relativement récemment (2000).

## 4.2 Choix de la réponse fonctionnelle et conséquences sur la dynamique

Dans le modèle précédent, la quantité de proies consommées par prédateur et par unité de temps, c'est-à-dire la *réponse fonctionnelle*, est la fonction hyperbolique  $\frac{\alpha x}{1+\beta x}$ . Cependant, ce choix est pour l'instant arbitraire. Sur le plan biologique, on peut émettre quelques hypothèses générales sur cette réponse fonctionnelle. Notons  $g(x)$  la réponse fonctionnelle:

(H1) la réponse fonctionnelle s'annule en l'absence de proies,  $g(0) = 0$ ;

(H2) la réponse fonctionnelle est une fonction croissante de la quantité de proies:  $g'(x) > 0$ ;

De nombreuses fonctions vérifiant ces deux hypothèses ont été utilisées dans la littérature, comme par exemple la réponse fonctionnelle linéaire  $g(x) = \alpha x$ , la réponse fonctionnelle de Holling (1959)  $g(x) = \frac{\alpha x}{1+\beta x}$  (équation du disque), ou la réponse fonctionnelle d'Ivlev (1961),  $g(x) = \alpha(1 - \exp(-\beta x))$ . Blasius et Fussman ont récemment illustré le fait que le choix de la fonction, plus que de la forme, pouvait avoir des conséquences importantes au niveau de la dynamique. Ils ont choisi d'étudier trois modèles qui se distinguent par la réponse fonctionnelle. Les modèles sont de la forme:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - g(x)y \\ \frac{dy}{dt} &= g(x)y - my \end{aligned}$$

où ils ont choisi pour la réponse fonctionnelle  $g(x)$  les trois fonctions suivantes:

1 -  $g_H(x) = \frac{\alpha_H x}{1+\beta_H x}$  (réponse de Holling).

2 -  $g_I(x) = \alpha_I(1 - \exp(-\beta_I x))$  (réponse d'Ivlev)

3 -  $g_T(x) = \alpha_T \tanh(\beta_T x)$  (tangente hyperbolique)

Ils ont choisi des valeurs des paramètres de telle sorte que dans les gammes de proies parcourues, les réponses fonctionnelles se ressemblent quantitativement. Les paramètres  $r$ ,  $K$ , et  $m$  sont fixés aux mêmes valeurs pour les 3 modèles. Ils exhibent alors des différences de dynamiques, tant sur le plan quantitatif que sur le plan qualitatif. La validation du choix d'une expression mathématique par un la comparaison avec des mesures de grandeurs représentant la réponse fonctionnelle n'est donc pas suffisant.

### 4.3 Modèles virus - bactéries

Nous avons présenté précédemment la démarche de modélisation des relations trophiques permettant de décrire l'effet des prédateurs sur la dynamique bactérienne dans les chemostats. Nous envisageons ici un autre type d'interaction, conceptuellement proche, qui concerne l'infection par les virus. Peu de travaux mathématiques portent sur ce sujet précis, sans doute à cause de sa proximité intellectuelle avec la prédation. Sur le plan biologique, les connaissances acquises depuis la fin des années 80 et au cours de la dernière décennies permettent aujourd'hui l'identification et l'analyse du rôle des virus sur la biologie des bactéries. Ils montrent notamment la grande diversité du monde viral et l'ubiquité des interactions bactéries - virus. Nous traiterons ici un exemple original qui étend le travail de Beretta et Kuang au cadre du chemostat. Considérons le système différentiel suivant:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - \frac{as}{b+s}x \\ \frac{dx}{dt} &= e\frac{as}{b+s}x - Dx - kxz \\ \frac{dy}{dt} &= kxz - \lambda y - Dy \\ \frac{dz}{dt} &= \delta\lambda y - Dz\end{aligned}$$

où  $s$ ,  $x$ ,  $y$  et  $z$  désignent les quantités respectives de substrats, de bactéries susceptibles, de bactéries infectées par le virus et de virus.  $k$  désigne le taux de contact, c'est-à-dire la proportion de bactéries infectées par virus présents par unité de temps.  $\lambda$  est le taux de lyse bactérienne induite par le virus. La lyse conduit à la libération du matériel cellulaire et des virus ainsi produits.  $\delta$  est la quantité de virus libérés par lyse bactérienne. Afin d'éliminer des paramètres, on procède à nouveau au changement de variables effectué dans les sections

précédentes, pour obtenir:

$$\frac{ds}{dt} = 1 - s - \frac{as}{b+s}x \quad (7a)$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{as}{b+s}x - x - kxz \quad (7b)$$

$$\frac{dy}{dt} = kxz - \lambda y - y \quad (7c)$$

$$\frac{dz}{dt} = \delta \lambda y - z \quad (7d)$$

**Exercice :** Préciser les changements de variables et de paramètres effectués pour obtenir le système (7) à partir du modèle initial.

Des travaux effectués en chemostat, notamment par Middelboe, ont permis d'estimer les paramètres de ce type de modèle. Le paramètre  $\delta$ , appelé "burst coefficient" est généralement d'un à deux ordres de grandeur plus grand que les autres paramètres. Le paramètre  $\lambda$  est également d'un ordre de grandeur plus grand que les autres paramètres. Afin d'analyser le modèle (7), on introduit un petit paramètre sans dimension  $\varepsilon$  qui permet de représenter la différence d'ordre de grandeur des vitesses de mortalité par lyse et de production virale par lyse. On pose  $\bar{\lambda} = \varepsilon\lambda$  et  $\bar{\delta} = \varepsilon\delta$  et on obtient le modèle suivant, on omettant les barres sur les symboles pour alléger les notations:  $\varepsilon$

$$\frac{ds}{dt} = 1 - s - \frac{as}{b+s}x$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{as}{b+s}x - x - kxz$$

$$\frac{dy}{dt} = kxz - \frac{\lambda}{\varepsilon}y - y$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{\delta\lambda}{\varepsilon^2}y - z$$

**Exercice:** Montrer que le cône positif est positivement invariant et que les solutions dont la condition initiale est dans le cône positif sont bornées.

$$v = s + x + y + \frac{\varepsilon}{\delta}z$$

$$\frac{dv}{dt} = 1 - v$$

Dans la suite de l'étude, on se place sur l'hyperplan  $v = 1$  et on procède au changement de variable  $(t, x, y, z) \mapsto (\tau, x, y, u)$  où  $t = \varepsilon\tau$  et  $u = x + y + \frac{\varepsilon}{\delta}z$ :

$$\frac{dx}{d\tau} = \varepsilon \left( \frac{a(1-u)}{b+1-u}x - x \right) - kx\delta(u - x - y) \quad (8a)$$

$$\frac{dy}{d\tau} = kx\delta(u - x - y) - \lambda y - \varepsilon y \quad (8b)$$

$$\frac{du}{d\tau} = \varepsilon \left( \frac{a(1-u)}{b+1-u}x - u \right) \quad (8c)$$

Il s'agit d'un système dans lequel les variables d'état ont des dynamiques très différentes. La variable  $y$  varie plus rapidement que les variables  $x$  et  $u$ . Ces systèmes sont dits lents-rapides (cf. cours de R. Roussarie). La théorie géométrique des perturbations singulières développe des méthodes permettant d'analyser ces systèmes. On considère dans un premier temps le système non perturbé,  $\varepsilon = 0$ :

$$\frac{dx}{d\tau} = -kx\delta(u - x - y) \quad (8d)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\lambda y \quad (8e)$$

$$\frac{du}{dt} = 0 \quad (8f)$$

$$\frac{d\varepsilon}{dt} = 0 \quad (8g)$$

Les demi-droites:

$$D_1 = \left\{ (x, y, u) \in (\mathbb{R}^+)^3 ; x = 0; y = 0 \right\}$$

et

$$D_2 = \left\{ (x, y, u) \in (\mathbb{R}^+)^3 ; x = u; y = 0 \right\}$$

sont invariantes. Les linéarisés du champ de vecteurs  $X_0$  associé au système non perturbé sur ces demi-droites invariantes sont donnés par les matrices suivantes respectivement:

$$DX_{0,1}(u) = \begin{pmatrix} -k\delta u & 0 & 0 & * \\ kx\delta u & -\lambda & 0 & * \\ 0 & 0 & 0 & * \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

$$DX_{0,2}(u) = \begin{pmatrix} k\delta u & ku\delta & -ku\delta & * \\ -kx\delta u & -ku\delta - \lambda & ku\delta & * \\ 0 & 0 & 0 & * \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

La matrice  $DX_{0,1}(u)$  possède deux valeurs propres nulles et deux valeurs propres négatives  $-k\delta u$  et  $-\lambda$ . La matrice  $DX_{0,2}$  admet deux valeurs propres nulles, une valeur propre négative et une valeur propre positive. En fait, les valeurs propres non toujours nulles sont celles de la matrice :

$$\begin{pmatrix} k\delta u & ku\delta \\ -k\delta u & -ku\delta - \lambda \end{pmatrix}$$

dont le déterminant est:  $-k\delta\lambda u$ . Donc, pour  $u > 0$ , les demi-droites invariantes sont normalement hyperboliques. Pour  $\varepsilon = 0$ , la première demi-droite,  $D_1$ , possède une variété normalement stable de dimension 2 et la seconde,  $D_2$ ,

possède une variété stable de dimension 1 et une variété instable de dimension 1. Ces deux demi-droites se rencontrent pour  $u = 0$  et perdent leur normale hyperbolicité.

Dans un premier temps, l'application du théorème de persistance des variétés invariantes normalement hyperboliques s'appliquent si  $u$  est non nul et le modèle (8) se réduit sur la variété invariante  $D_{1,\varepsilon}$  proche de  $D_1$  à:

$$\frac{du}{dt} = -u + O(\varepsilon)$$

Donc la variable  $u$  tend lentement vers une valeur  $\varepsilon$ -proche de 0. Cela signifie qu'à l'échelle de temps longue, les solutions convergent vers la région où la variété normalement hyperbolique sur laquelle on a réduit la dynamique perd sa normale hyperbolicité. Cette région est un voisinage de  $(x, y, u) = (0, 0, 0)$ . Posons:

$$\begin{aligned} x &= \varepsilon X \\ y &= \varepsilon Y \\ u &= \varepsilon U \end{aligned}$$

Le système (8) se ré-écrit:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{d\tau} &= \varepsilon \left( \left( \frac{a(1-\varepsilon U)}{b+1-\varepsilon U} X - X \right) - kX\delta(U-X-Y) \right) \\ \frac{dY}{d\tau} &= \varepsilon kX\delta(U-X-Y) - \lambda Y - \varepsilon Y \\ \frac{dU}{d\tau} &= \varepsilon \left( \frac{a(1-\varepsilon U)}{b+1-\varepsilon U} X - U \right) \end{aligned}$$

De nouveau, il s'agit d'un système lent - rapide. La variété invariante quand  $\varepsilon = 0$  est  $Y = 0$ . Il existe une variété invariante  $M_\varepsilon$  pour  $\varepsilon > 0$  assez petit. Le système réduit à cette variété invariante est:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{d\tau} &= \varepsilon \left( \left( \frac{a}{b+1} - 1 \right) X - kX\delta(U-X) \right) + o(\varepsilon) \\ \frac{dU}{d\tau} &= \varepsilon \left( \frac{a}{b+1} X - U \right) + o(\varepsilon) \end{aligned}$$

Posons  $R = U - X$  et  $t = \varepsilon\tau$ :

$$\frac{dX}{dt} = \frac{a - (1+b)}{b+1} X - kX\delta R + O(\varepsilon) \quad (9a)$$

$$\frac{dR}{dt} = kX\delta R - R + O(\varepsilon) \quad (9b)$$

Si  $a < 1+b$  alors  $(0, 0)$  est globalement asymptotiquement stable. Si  $a > 1+b$ , c'est une  $\varepsilon$ -perturbation du système de Lotka-Volterra, pour lequel on peut montrer que l'application suivante est une intégrale première:

$$H(X, R) = k\delta X - \log(X) + k\delta R - \frac{a - (1+b)}{b+1} \log(R) + H_0$$

où  $H_0$  est une constante. Pour  $\varepsilon = 0$ , l'équilibre positif est  $(X_E, R_E) = \left(\frac{1}{k\delta}, \frac{a-(1+b)}{(b+1)k\delta}\right)$ . On choisit la constante  $H_0$  de telle sorte que  $H(X_E, R_E) = 0$ . Le système de Lotka-Volterra est non-structurellement stable. L'approximation (9) est donc incorrecte. Pour déterminer la dynamique sur la variété invariante  $M_\varepsilon$ , on doit déterminer un développement en  $\varepsilon$  de cette variété. Elle est le graphe d'une application de la forme:

$$(X, R, \varepsilon) \mapsto Y(X, R, \varepsilon)$$

avec  $Y(X, R, 0) = 0$ . Donc  $Y(X, R, \varepsilon) = \varepsilon w_1(X, R) + o(\varepsilon)$ . Déterminons  $w_1$ :

$$\frac{dY}{dt} = \varepsilon kX\delta R - \lambda \varepsilon w_1 + o(\varepsilon) = O(\varepsilon^2)$$

Donc:

$$w_1(X, R) = \frac{k\delta X R}{\lambda}$$

L'approximation au premier ordre en  $\varepsilon$  de la réduction du système (8) sur la variété invariante  $M_\varepsilon$  est:

$$\frac{dX}{dt} = \left(\frac{a - (b+1)}{b+1}\right) X - kX\delta R + \varepsilon \left(\frac{(k\delta X)^2 R}{\lambda} - \frac{ab(R+X)}{(b+1)^2} X\right) \quad (10a)$$

$$\frac{dR}{dt} = kX\delta R - R - \varepsilon \frac{(k\delta X)^2 R}{\lambda} \quad (10b)$$

Ce système admet un équilibre  $(X_{E,\varepsilon}, R_{E,\varepsilon})$  proche de  $(X_E, R_E)$ . Considérons la demi-droite issue de cet équilibre et parallèle à l'axe des  $X$  et paramétrons-la par les niveaux de  $H$ . Sur cette demi-droite, il existe une application retour de Poincaré, notée  $P_\varepsilon$ . Notons que  $P_0 \equiv id$  car pour  $\varepsilon$ , toutes les trajectoires du quadrans positif à l'exception de  $(X_E, R_E)$  sont des courbes fermées. Définissons l'application déplacement:

$$\Delta_\varepsilon(h) = P_\varepsilon(h) - h$$

Le signe de cette application nous renseigne sur l'existence et la stabilité d'orbites périodiques: il y a une orbite périodique passant par  $h_0$  si et seulement si  $P_\varepsilon(h_0) = h_0$ . Pour déterminer cette application déplacement, nous introduisons la forme duale du champ de vecteur défini par (10) divisé par la fonction positive  $XR$ :

$$\begin{aligned}
\omega_\varepsilon &= \left(k\delta - \frac{1}{X}\right) dX + \left(k\delta - \frac{a - (b+1)}{b+1} \frac{1}{R}\right) dR \\
&+ \varepsilon \left(-\frac{(k\delta)^2}{\lambda} X dX - \left(\frac{(k\delta)^2}{\lambda} X - \frac{ab(R+X)}{(b+1)^2 R}\right) dR\right) \\
&= dH + \varepsilon \eta
\end{aligned}$$

où

$$\eta = -\frac{(k\delta)^2}{\lambda} X dX - \left(\frac{(k\delta)^2}{\lambda} X - \frac{ab(R+X)}{(b+1)^2 R}\right) dR$$

D'après le lemme de Poincaré, on a:

$$\Delta_\varepsilon(h) = -\varepsilon \int_{\{H=h\}} \eta + o(\varepsilon)$$

Il reste donc à déterminer le signe de  $\int_{\{H=h\}} \eta$ . Le théorème de Stokes entraîne:

$$\int_{\{H=h\}} \eta = \int \int_{\{H \leq h\}} d\eta = \int \int_{\{H \leq h\}} \left(-\frac{(k\delta)^2}{\lambda} + \frac{ab}{(b+1)^2 R}\right) dX \wedge dR$$

Au voisinage de l'équilibre,  $R \simeq R_E = \frac{a-(1+b)}{(b+1)k\delta}$ , donc le terme dans l'intégrale double ci-dessus est approximativement égal à:

$$k\delta \left(-\frac{k\delta}{\lambda} + \frac{ab}{(b+1)(a-(1+b))}\right)$$

Si  $\frac{k\delta}{\lambda} > \frac{ab}{(b+1)(a-(1+b))}$  et si  $h$  est assez petit, alors  $\int_{\{H=h\}} \eta < 0$ , donc

l'équilibre est instable. Lorsque  $h$  est grand, la contribution du terme  $\frac{ab}{(b+1)^2 R}$  est importante et l'intégrale  $\int_{\{H=h\}} \eta < 0$  est donc positive. Par conséquent, si  $h$  est grand,  $P_\varepsilon(h) < h$ . Si l'inégalité  $\frac{k\delta}{\lambda} > \frac{ab}{(b+1)(a-(1+b))}$  est vraie, alors il existe une trajectoire périodique.

## 5 Modèles de réseaux trophiques en chemostat

On propose le modèle à une proie et deux prédateurs suivant:

$$\begin{aligned}
\frac{ds}{dt} &= D(s_0 - s) - \frac{as}{b+s}x \\
\frac{dx}{dt} &= e\frac{ax}{b+s}x - Dx - \frac{\alpha_1 x}{1+\beta_1 x}y - \frac{\alpha_2 x}{1+\beta_2 x}z \\
\frac{dy}{dt} &= \gamma_1 \frac{\alpha_1 x}{1+\beta_1 x}y - Dy \\
\frac{dz}{dt} &= \gamma_2 \frac{\alpha_2 x}{1+\beta_2 x}z - Dz
\end{aligned}$$

## 6 Apports de ressources variables

Nous considérons dans cette section que la concentration de substrat dans le réservoir est périodique. Cette approche vise à étudier si la variabilité des apports permet de maintenir deux espèces sur une ressource limitante en chemostat. Pour simplifier l'exposé, nous utiliserons le modèle de Monod avec un taux d'absorption unitaire de Michaelis - Menten. Le modèle proposé s'écrit alors:

$$\begin{aligned}
\frac{ds}{dt} &= D(s_0(t) - s) - \frac{a_1 s}{b_1 + s}x_1 - \frac{a_2 s}{b_2 + s}x_2 \\
\frac{dx_1}{dt} &= e_1 \frac{a_1 s}{b_1 + s}x_1 - Dx_1 \\
\frac{dx_2}{dt} &= e_2 \frac{a_2 s}{b_2 + s}x_2 - Dx_2
\end{aligned}$$

où  $s_0(t)$  est une fonction périodique de période  $T$  à valeur dans  $\mathbb{R}^+$ . Pour que les populations puissent se développer dans le chemostat, il faut  $e_i a_i > D$ . Supposons de plus, sans perte de généralité, que  $\lambda_1 < \lambda_2$ . Si  $e_2 < e_1$  alors l'espèce 2 est exclue. Pour avoir coexistence, la condition  $e_2 < e_1$  est nécessaire.