



HAL
open science

On the global stability of the coexistence equilibrium of a density dependent model of competition for one resource

R. Fekih-Salem, T. Sari

► **To cite this version:**

R. Fekih-Salem, T. Sari. On the global stability of the coexistence equilibrium of a density dependent model of competition for one resource. 12th African Conference on Research in Computer Science and Applied Mathematics, Oct 2014, Saint-Louis, France. pp.19-30. hal-01128594

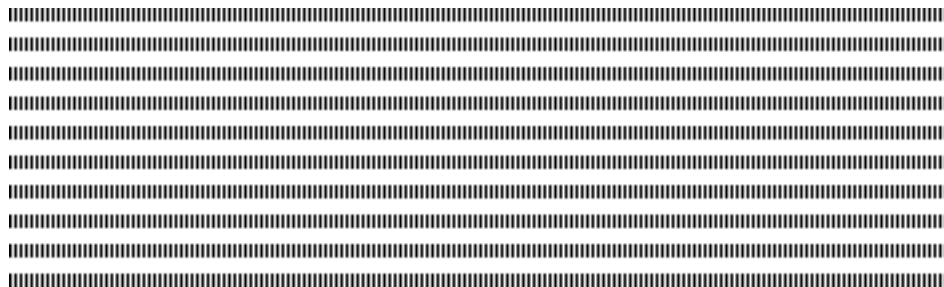
HAL Id: hal-01128594

<https://hal.science/hal-01128594>

Submitted on 10 Mar 2015

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

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



ARIMA

Sur la stabilité globale de l'équilibre de coexistence d'un modèle densité-dépendant de compétition pour une ressource

Radhouane Fekih-Salem ^{a,b} — Tewfik Sari ^{c,d}

^a Université de Tunis el Manar, École Nationale d'Ingénieurs de Tunis, LAMSIN,
B.P. 37, 1002 Tunis Le Belvédère, Tunisie. (e-mail: radhouene.fs@gmail.com)

^b Université de Monastir, Institut Supérieur d'Informatique de Mahdia,
Avenue Habib Bourguiba, Sidi Massoud, 5100 Mahdia, Tunisie.

^c Irstea, UMR ITAP,
361 rue Jean-François Breton, 34196 Montpellier, France. (e-mail: tewfik.sari@irstea.fr)

^d Université de Haute Alsace, Laboratoire de Mathématiques, Informatique et Applications,
4 rue des frères Lumière, 68093 Mulhouse, France.



RÉSUMÉ. Dans ce travail, nous étudions un modèle de deux espèces microbiennes en compétition sur un seul nutriment dans un chémostat avec des taux de croissance densité-dépendant intra et inter-spécifique. Nous démontrons, pour des termes de compétition inter-spécifique assez faibles, la convergence globale vers l'équilibre de coexistence pour toute condition initiale strictement positive. Pour des termes de compétition inter-spécifique assez grands, le système présente une bistabilité, avec exclusion compétitive d'une espèce selon la condition initiale.

ABSTRACT. In this work, we study a model of two microbial species in competition on a single resource in a chemostat with intra and inter-specific density dependent growth rates. We show for small enough terms of inter-specific competition, the global convergence to the coexistence equilibrium for any positive initial condition. For large enough terms of inter-specific competition, the system exhibits bistability with competitive exclusion of one species according to the initial condition.

MOTS-CLÉS : Chémostat, Coexistence, Compétition, Densité-dépendant, Stabilité Globale.

KEYWORDS : Chemostat, Coexistence, Competition, Density-dependent, Global Stability.



1. Introduction

Nous considérons un modèle de deux espèces microbiennes en compétition sur un seul nutriment dans un chémostat, où les taux de croissance ne dépendent pas seulement de la concentration en substrat du milieu, mais également des concentrations en micro-organismes. Plus précisément, nous considérons des termes de compétition intra et inter-spécifique dans les lois de croissance, pour voir leurs effets sur la coexistence des espèces. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \mu_1(S, x_1 + \alpha x_2)x_1 - \mu_2(S, x_2 + \alpha x_1)x_2 \\ \dot{x}_1 &= [\mu_1(S, x_1 + \alpha x_2) - D]x_1 \\ \dot{x}_2 &= [\mu_2(S, x_2 + \alpha x_1) - D]x_2 \end{cases} \quad (1)$$

où $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t ; $x_i(t)$, $i = 1, 2$, désigne la concentration de l'espèce i à l'instant t ; D et S_{in} désignent respectivement le taux de dilution dans le chémostat et la concentration du substrat à l'entrée du chémostat; $\mu_i(S, x_i + \alpha x_j)$, $i, j = 1, 2$ avec $j \neq i$, représente le taux de croissance de l'espèce i où α est un paramètre positif qui désigne la compétition inter-spécifique entre les deux populations.

Le cas $\alpha = 0$ a été traité par Lobry et al. [2, 3, 4] avec n espèces. Le cas où les taux de prélèvement D_i de l'espèce i sont distincts, a été considéré dans [4]. Ils ont montré l'existence d'un unique équilibre de coexistence qui est Globalement Asymptotiquement Stable (GAS) pour toute condition initiale strictement positive. Fekih-Salem et al. [1] ont pu construire le modèle densité-dépendant (1) par des mécanismes de floculation, où les μ_i et les D_i dépendent des densités de toutes les espèces, $x = (x_1, \dots, x_n)$. Ils ont étudié ce modèle (1) dans le cas où les μ_i et les D_i ne dépendent que de x_i , en utilisant la technique de la caractéristique à l'équilibre de [3, 4]. Cette technique ne s'applique pas dans le cas où les μ_i dépendent de tous les x_j .

Le cas $\alpha > 0$ a été considéré numériquement dans [2], où ils ont montré la coexistence pour α assez petit et l'exclusion au moins d'une espèce pour α assez grand. Dans le paragraphe 2, nous analysons le modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique (1) dans le cas général $\alpha \geq 0$, par l'existence et la convergence globale de l'équilibre de coexistence. La conclusion est donnée dans le paragraphe 3 et les preuves mathématiques des résultats sont présentées dans l'annexe A.

2. Étude du modèle

Nous nous intéressons, dans ce paragraphe, à l'étude du modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique (1). Nous faisons les hypothèses suivantes pour $i, j = 1, 2$ avec $j \neq i$:

H1 : $\mu_i(0, x_i + \alpha x_j) = 0$ et $\mu_i(S, x_i + \alpha x_j) > 0$ pour tout $S > 0$ et $x_i \geq 0$.

c'est-à-dire pas de croissance peut avoir lieu pour l'espèce x_i sans le substrat S qui est nécessaire à la croissance des espèces.

H2 : $\frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S, x_i + \alpha x_j) > 0$ et $\frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, x_i + \alpha x_j) < 0$ pour tout $S > 0$ et $x_i \geq 0$.

c'est-à-dire la croissance des espèces x_i augmente avec le substrat S alors qu'elle est inhibée par la compétition intra et inter-spécifique.

H3 : Il existe $\lambda_i < S_{in}$ tel que $\mu_i(\lambda_i, 0) = D$,

c'est-à-dire qu'aucune des espèces n'est lessivée en absence de l'autre espèce.

Dans la suite, nous montrons que le système d'ordre trois (1) peut être réduit à un système de second ordre. Nous définissons pour cela l'ensemble compact

$$\Omega = \left\{ (S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 : S + x_1 + x_2 = S_{in} \right\}.$$

Soit $z = S + x_1 + x_2$, on a $\dot{z} = D(S_{in} - z)$, alors $z = S_{in} + (z(0) - S_{in})e^{-Dt}$. D'où $z \leq \max(S_{in}, z(0))$ pour tout $(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3$. Par suite, pour toute condition initiale positive, toutes les trajectoires du système sont bornées. En outre, l'ensemble Ω est attracteur de toutes les trajectoires dans \mathbb{R}_+^3 . Ainsi, le système (1) est équivalent au système asymptotiquement autonome

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = [\mu_1(S_{in} + (z(0) - S_{in})e^{-Dt} - x_1 - x_2, x_1 + \alpha x_2) - D]x_1 \\ \dot{x}_2 = [\mu_2(S_{in} + (z(0) - S_{in})e^{-Dt} - x_1 - x_2, x_2 + \alpha x_1) - D]x_2, \end{cases} \quad (2)$$

dont le système limite est

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = [\mu_1(S_{in} - x_1 - x_2, x_1 + \alpha x_2) - D]x_1 \\ \dot{x}_2 = [\mu_2(S_{in} - x_1 - x_2, x_2 + \alpha x_1) - D]x_2. \end{cases} \quad (3)$$

Puisque la technique de la caractéristique à l'équilibre ne s'applique pas pour l'étude de ce modèle, nous utilisons la méthode des isoclines.

Le système (3) est défini sur l'ensemble $M = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 : x_1 + x_2 \leq S_{in}\}$. L'étude du portrait de phase de ce système réduit sur M montre qu'il existe seulement des nœuds stables, des nœuds instables, des points selles et qu'il n'existe pas de trajectoires joignant deux points selles. Ainsi, nous pouvons appliquer le résultat de Thieme [6] et conclure que le comportement asymptotique de la solution du système (2) est le même que celui du système réduit (3).

2.1. Existence des points d'équilibre

Nous étudions dans la suite l'existence et l'unicité des points d'équilibre du système (3) sous les hypothèses **H1-H3**. L'équilibre de lessivage $E_0 = (0, 0)$ existe toujours.

Lemme 2.1 *On a les propriétés suivantes*

1) Il existe un unique $x_i = \tilde{x}_i$ défini par $\mu_i(S_{in} - x_i, x_i) = D$, $i = 1, 2$.

2) Il existe un unique $x_i = \bar{x}_i(\alpha)$ défini par $\mu_j(S_{in} - x_i, \alpha x_i) = D$, $i, j = 1, 2$, avec $j \neq i$.

Notons que $\bar{x}_i(0) = S_{in} - \lambda_j$, pour $i, j = 1, 2$, avec $j \neq i$. Sans perte de généralité, nous supposons que $\bar{x}_2 < \tilde{x}_1$.

Proposition 2.1 *Le système (3) admet un équilibre d'extinction de x_2 , $E_1 = (\tilde{x}_1, 0)$, et un équilibre d'extinction de x_1 , $E_2 = (0, \tilde{x}_2)$.*

L'équilibre strictement positif E^* est déterminé par les solutions des équations

$$f_i(x_1, x_2) = \mu_i(S_{in} - x_1 - x_2, x_i + \alpha x_j) - D = 0, \quad \text{pour } i, j = 1, 2 \text{ avec } j \neq i.$$

En utilisant le théorème des fonctions implicites, nous démontrons le résultat suivant :

Lemme 2.2

1) L'équation $f_1(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction décroissante

$$\begin{aligned} F_1 : [0, \tilde{x}_1] &\longrightarrow [0, \bar{x}_2(\alpha)] \\ x_1 &\longrightarrow F_1(x_1) = x_2 \end{aligned}$$

telle que $F_1(0) = \bar{x}_2(\alpha)$ et $F_1(\tilde{x}_1) = 0$.

2) L'équation $f_2(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction décroissante

$$\begin{aligned} F_2 : [0, \bar{x}_1(\alpha)] &\longrightarrow [0, \tilde{x}_2] \\ x_1 &\longrightarrow F_2(x_1) = x_2 \end{aligned}$$

telle que $F_2(0) = \tilde{x}_2$ et $F_2(\bar{x}_1(\alpha)) = 0$.

Nous allons déterminer la condition d'existence de l'équilibre de coexistence pour $\alpha = 0$. Ensuite, nous étudions les bifurcations selon le paramètre α pour voir l'effet des compétitions inter-spécifiques sur la coexistence.

Proposition 2.2 Pour $\alpha = 0$, le système (3) admet un unique équilibre strictement positif E^* si et seulement si

$$\bar{x}_i(0) > \tilde{x}_i, \quad \text{pour } i = 1, 2. \quad (4)$$

Dans la suite, nous étudions l'existence de l'équilibre strictement positif de (3) dans le cas $\alpha \geq 0$ en supposant que la condition (4) d'existence et d'unicité de l'équilibre strictement positif de (3) pour $\alpha = 0$ est vérifiée (voir Fig. 3). Nous constatons que lorsque α augmente ces inégalités ne seront plus satisfaites. Nous démontrons le résultat suivant :

Lemme 2.3 Il existe une unique valeur critique $\alpha = \alpha_1^c < 1$ telle que $\bar{x}_1(\alpha) = \tilde{x}_1$. Il existe une unique valeur critique $\alpha = \alpha_2^c > 1$ telle que $\bar{x}_2(\alpha) = \tilde{x}_2$ si et seulement si $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$.

On se place dans le cas général où $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$. Le résultat suivant démontre l'existence de l'équilibre strictement positif E^* selon la valeur de α entre les deux valeurs critiques.

Proposition 2.3

- 1) Si $0 \leq \alpha < \alpha_1^c$, alors il existe un unique équilibre strictement positif E^* .
- 2) Si $\alpha_1^c \leq \alpha \leq \alpha_2^c$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif.
- 3) Si $\alpha > \alpha_2^c$, alors il existe un unique équilibre strictement positif E^* .

2.2. Comportement asymptotique

Dans ce paragraphe, nous étudions le comportement asymptotique des points d'équilibre du système (3). Nous démontrons le résultat suivant :

Proposition 2.4 E_0 est toujours un nœud répulsif. De plus :

- 1) Si $0 \leq \alpha < \alpha_1^c$, alors E^* est Localement Exponentiellement Stable (LES), alors que E_1 et E_2 sont des points selles.
- 2) Si $\alpha_1^c < \alpha < \alpha_2^c$, alors E_1 est LES et E_2 est un point selles.
- 3) Si $\alpha > \alpha_2^c$, alors E^* est un point selle, alors que E_1 et E_2 sont LES.

Proposition 2.5 *Dès que l'équilibre strictement positif E^* existe et est LES, il est Globalement Exponentiellement Stable (GES) sur le quadrant positif ouvert.*

La Fig. 1 (a) montre l'existence d'un unique équilibre de coexistence E^* qui est GES pour $0 \leq \alpha < \alpha_1^c$ (voir Fig. 4 pour $\alpha = 0.2$). Ensuite, il y a une bifurcation selle-nœud pour $\alpha = \alpha_1^c$ (b) où l'équilibre E^* disparaît et l'équilibre E_1 change de comportement et devient LES pour $\alpha_1^c < \alpha < \alpha_2^c$ (c). Finalement, il y a une deuxième bifurcation selle-nœud pour $\alpha = \alpha_2^c$ (d) où l'équilibre E_2 devient LES avec apparition d'un équilibre de coexistence E^* qui est instable pour $\alpha > \alpha_2^c$ (e). Dans ce cas, le système (3) présente la bistabilité (voir Fig. 4 pour $\alpha = 8$).

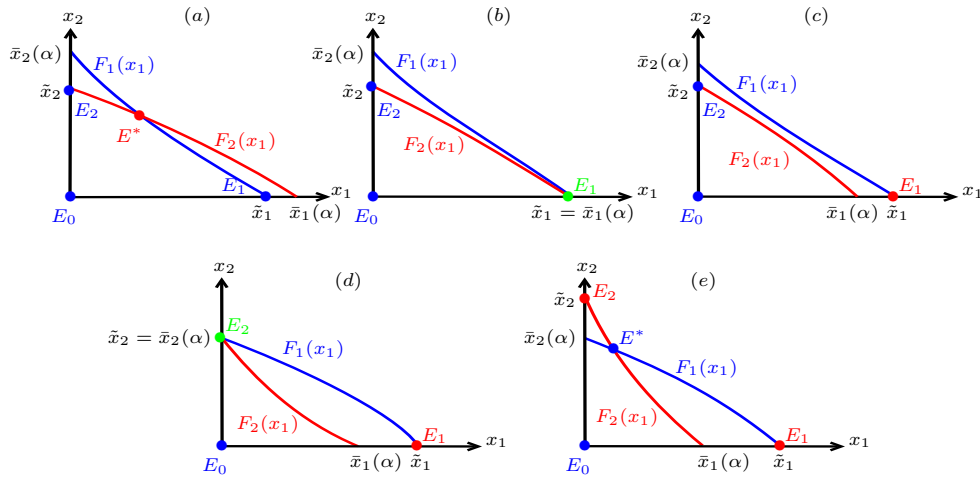


Figure 1. *Isoclines $x_2 = F_1(x_1)$ et $x_2 = F_2(x_1)$. Bifurcation selon le paramètre α .*

2.3. Le cas $\alpha = 0$

Dans la suite, nous démontrons que la condition (4) d'existence de l'équilibre strictement positif, dans le cas particulier où $\alpha = 0$, équivaut aux hypothèses suivantes de Lobry et al. [2]

H4 : $\lim_{x_i \rightarrow +\infty} \mu_i(S, x_i) = 0$.

D'après les hypothèses **H2-H3**, la fonction $x_i \rightarrow \mu_i(S, x_i)$ est strictement décroissante et pour tout $S \in [\lambda_i, S_{in}]$, on a

$$\mu_i(S, 0) > \mu_i(\lambda_i, 0) = D.$$

D'après l'hypothèse **H4**, pour tout $S \in [\lambda_i, S_{in}]$, il existe une unique solution $X_i(S)$ telle que $\mu_i(S, X_i(S)) = D$.

H5 : $S_{in} - \tilde{\lambda} > X_1(\tilde{\lambda}) + X_2(\tilde{\lambda})$, avec $\tilde{\lambda} = \max(\lambda_1, \lambda_2)$ (voir Fig. 2), c'est-à-dire

$$S_{in} - \lambda_2 > X_1(\lambda_2) \quad \text{et} \quad S_{in} - \lambda_1 > X_2(\lambda_1). \quad (5)$$

D'après l'hypothèse **H2**, les fonctions $\mu_1(\lambda_2, \cdot)$ et $\mu_2(\lambda_1, \cdot)$ sont strictement décroissantes et

$$\mu_1(\lambda_2, X_1(\lambda_2)) = D, \quad \mu_2(\lambda_1, X_2(\lambda_1)) = D.$$

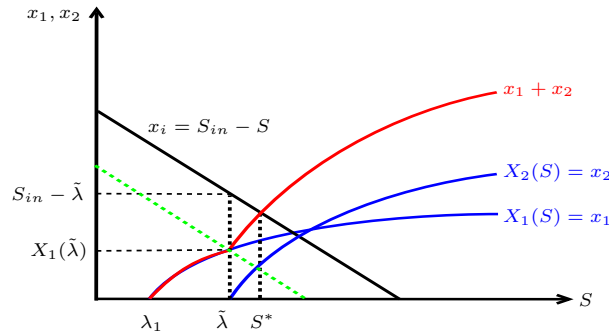


Figure 2. Caractéristique à l'équilibre : Condition d'existence de l'équilibre strictement positif de (1) pour $\alpha = 0$.

Par conséquent, l'hypothèse **H5** est équivalente à

$$\mu_1(\lambda_2, S_{in} - \lambda_2) < D \quad \text{et} \quad \mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) < D. \quad (6)$$

La Fig. 3 (a) montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif E^* lorsque la condition (4) est satisfaite. Comme la fonction $x_i \mapsto \psi_i(x_i) = \mu_i(S_{in} - x_i, x_i) - D$, pour $i = 1, 2$, s'annule en \tilde{x}_i et est strictement décroissante, alors la condition (4) est équivalente à

$$\mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) - D < \psi_2(\tilde{x}_2) = 0 \quad \text{et} \quad \mu_1(\lambda_2, S_{in} - \lambda_2) - D < \psi_1(\tilde{x}_1) = 0.$$

D'où la condition (4) est équivalente à la condition (6) (voir Fig. 3 (b)).

Ainsi, sous les hypothèses **H1-H3**, nous retrouvons le résultat de Lobry et al. [2, 3] où il existe un unique équilibre strictement positif de (1) dans le cas particulier $\alpha = 0$, qui est GES.

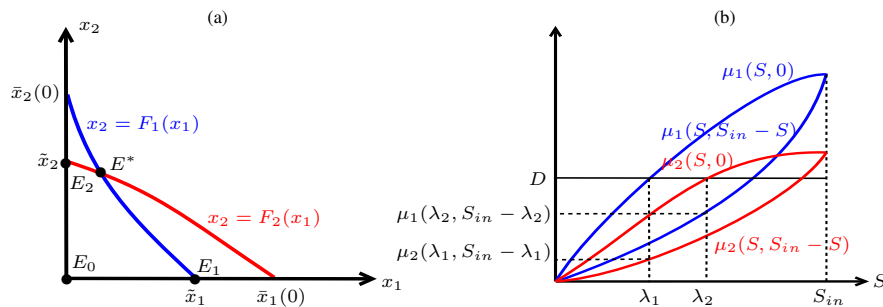


Figure 3. Condition d'existence et d'unicité de l'équilibre de coexistence : (a) $\bar{x}_i(0) > \tilde{x}_i$ ou encore (b) $\mu_i(\lambda_j, S_{in} - \lambda_j) < D$, pour $i, j = 1, 2$ avec $j \neq i$.

2.4. Simulations numériques

Dans la suite, nous illustrons les résultats mathématiques de l'étude du modèle (3). Nous considérons les taux de croissance densité-dépendant suivants qui sont obtenus à partir du modèle de floculation [1] avec $n = 2$,

$$\mu_i(S, x_i + \alpha x_j) = f_i(S)p_i(x_i + \alpha x_j) + g_i(S) [1 - p_i(x_i + \alpha x_j)], \quad i, j = 1, 2, \quad j \neq i,$$

où

$$p_i(x_i + \alpha x_j) = \frac{B_i}{B_i + A_i(x_i + \alpha x_j)}, \quad f_i(S) = \frac{m_{i1}S}{a_{i1} + S} \quad \text{et} \quad g_i(S) = \frac{m_{i2}S}{a_{i2} + S}.$$

Nous choisissons les valeurs suivantes des paramètres

$$m_{11} = 2, \quad a_{11} = 1.5, \quad m_{21} = 1.5, \quad a_{21} = 1.5, \quad m_{12} = 2.2, \quad a_{12} = 2, \quad m_{22} = 2, \\ a_{22} = 3, \quad S_{in} = 5, \quad D = 1, \quad A_1 = 2, \quad B_1 = 3, \quad A_2 = 3 \quad \text{et} \quad B_2 = 4,$$

qui vérifient les hypothèses **H1-H3** et la condition (4). Les deux valeurs critiques sont données par $\alpha_1^c \simeq 0.507$ et $\alpha_2^c \simeq 1.866$.

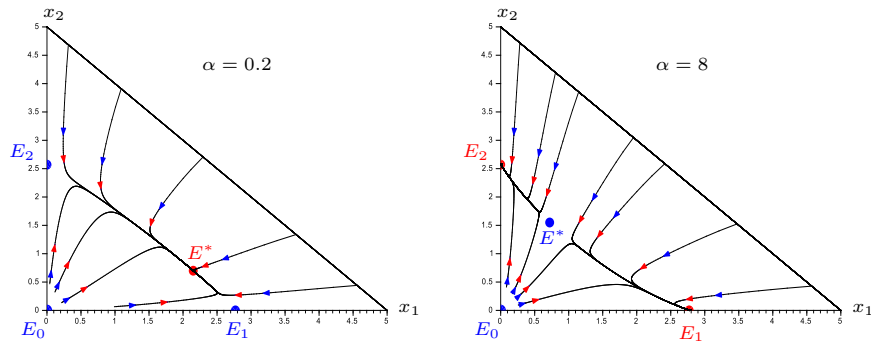


Figure 4. Convergence globale vers l'équilibre E^* pour $\alpha = 0.2$. Bistabilité pour $\alpha = 8$.

3. Conclusion

Dans ce travail, nous avons examiné l'effet de la compétition inter-spécifique sur la coexistence des espèces microbiennes dans un chémostat. Dans ce contexte, nous avons analysé un modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique de deux espèces avec les mêmes taux de dilution. Puisque le système est conservatif, le modèle d'ordre trois (1) peut être réduit au modèle de second ordre (3). En fait, grâce au résultat de Thieme [6], le comportement asymptotique de la solution de ce système réduit est le même que celui du système complet.

Puisque la technique de la caractéristique à l'équilibre ne s'applique pas dans le cas où le taux de croissance dépend de la densité de l'autre espèce, nous avons utilisé la méthode des isoclines pour l'étude du modèle réduit (3). L'étude de bifurcation selon le paramètre de compétition inter-spécifique α , montre la persistance stable de l'équilibre de coexistence qui est GES, pour α assez petit. Pour α assez grand, le système présente la bistabilité avec deux bassins d'attraction où l'équilibre de coexistence est un point col.

Dans le cas particulier où $\alpha = 0$, nous démontrons que la condition (4) d'existence de l'équilibre strictement positif est équivalente aux hypothèses **H4-H5** de Lobry et al. [2]. Ainsi, sous les hypothèses **H1-H3**, nous retrouvons le résultat de Lobry et al. où il existe un unique équilibre strictement positif qui est GES sur le quadrant positif ouvert. Les simulations illustrent les résultats mathématiques démontrés.

Remerciements : Les auteurs remercient le soutien financier du réseau de recherche

TREASURE Euromed (<https://project.inria.fr/treasure/>). Ce travail a été effectué au cours de la thèse du premier auteur à l'INRA/INRIA équipe MODEMIC, avec le soutien financier du programme Averoès, du projet PHC UTIQUE No. 13G1120 et du projet COAD-UISE.

4. Bibliographie

- [1] R. Fekih-Salem, J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari, « Extensions of the chemostat model with flocculation », *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **397-1**, (2013), 292–306.
- [2] C. Lobry and J. Harmand, « A new hypothesis to explain the coexistence of n species in the presence of a single resource », *C. R. Biologies*, **329**, (2006), 40–46.
- [3] C. Lobry, F. Mazenc and A. Rapaport, « Persistence in ecological models of competition for a single ressource », *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. I*, **340**, (2005), 199–204.
- [4] C. Lobry, A. Rapaport and F. Mazenc, « Sur un modèle densité-dépendant de compétition pour une ressource », *Comptes Rendus Biologies*, **329**, (2006), 63–70.
- [5] H.L. Smith and P. Waltman, « The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition », Cambridge University Press : 1995.
- [6] H. R. Thieme, « Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations », *J. Math. Biol.*, **30**, (1992), 755–763.

A. Preuves

Preuve du Lemme 2.1.

1) Soit la fonction $\psi_i(x_i) = \mu_i(S_{in} - x_i, x_i) - D$, pour $i = 1, 2$. D'après les hypothèses **H1** et **H3**, nous déduisons que

$$\psi_i(S_{in}) = -D < 0 \quad \text{et} \quad \psi_i(0) = \mu_i(S_{in}, 0) - D > 0.$$

De l'hypothèse **H2**, nous avons

$$\psi'_i(x_i) = -\frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S_{in} - x_i, x_i) + \frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S_{in} - x_i, x_i) < 0,$$

donc il existe une unique solution $\tilde{x}_i \in]0, S_{in}[$ telle que $\psi_i(\tilde{x}_i) = 0$.

2) Soit la fonction $h_{i\alpha}(x_i) = \mu_j(S_{in} - x_i, \alpha x_i) - D$, pour $i, j = 1, 2$ avec $j \neq i$. D'après les hypothèses **H1** et **H3**, nous avons

$$h_{i\alpha}(0) = \mu_j(S_{in}, 0) - D > 0 \quad \text{et} \quad h_{i\alpha}(S_{in}) = -D < 0.$$

De plus,

$$h'_{i\alpha}(x_i) = -\frac{\partial \mu_j}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_j}{\partial x_j} < 0,$$

donc il existe une unique solution $\bar{x}_i(\alpha) \in]0, S_{in}[$ telle que $h_{i\alpha}(\bar{x}_i(\alpha)) = 0$. ■

Preuve de la Prop. 2.1. Si $x_2 = 0$ et $x_1 \neq 0$, alors de la première équation de (3), nous déduisons que $\psi_1(x_1) = 0$. D'après le Lemme 2.1, cette équation $\psi_1(x_1) = 0$ admet une unique solution \tilde{x}_1 . Par suite, il existe un unique équilibre $E_1 = (\tilde{x}_1, 0)$. De même pour l'existence et l'unicité de l'équilibre $E_2 = (0, \tilde{x}_2)$. ■

Preuve du Lemme 2.2.

1) Comme f_1 est de classe C^1 sur \mathbb{R}_+^2 , dont les dérivées partielles sont

$$\frac{\partial f_1}{\partial x_1} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} < 0, \quad \frac{\partial f_1}{\partial x_2} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} < 0,$$

alors, d'après le théorème des fonctions implicites, l'équation $f_1(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction $x_2 = F_1(x_1)$ de classe C^1 sur $[0, \tilde{x}_1]$ telle que

$$F_1'(x_1) = \frac{-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}}{\frac{\partial \mu_1}{\partial S} - \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}} < 0.$$

Si $0 \leq \alpha < 1$ alors $F_1'(x_1) < -1$ et si $\alpha > 1$ alors $-1 < F_1'(x_1) < 0$. De plus, si $x_1 = 0$, alors d'après le Lemme 2.1

$$F_1(0) = x_2 \iff \mu_1(S_{in} - x_2, \alpha x_2) = D \iff h_{2\alpha}(x_2) = 0 \iff x_2 = \bar{x}_2(\alpha).$$

Si $x_2 = 0$, alors d'après le Lemme 2.1

$$F_1(x_1) = 0 \iff \mu_1(S_{in} - x_1, x_1) = D \iff \psi_1(x_1) = 0 \iff x_1 = \tilde{x}_1.$$

2) D'après le théorème des fonctions implicites, l'équation $f_2(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction $x_2 = F_2(x_1)$ de classe C^1 sur $[0, \bar{x}_1(\alpha)]$ telle que

$$F_2'(x_1) = \frac{\frac{\partial \mu_2}{\partial S} - \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}}{-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}} < 0.$$

Si $\alpha > 1$ alors $F_2'(x_1) < -1$ et si $0 \leq \alpha < 1$ alors $-1 < F_2'(x_1) < 0$. De plus, si $x_2 = 0$, alors d'après le Lemme 2.1

$$F_2(x_1) = 0 \iff \mu_2(S_{in} - x_1, \alpha x_1) = D \iff h_{1\alpha}(x_1) = 0 \iff x_1 = \bar{x}_1(\alpha).$$

Si $x_1 = 0$, alors d'après le Lemme 2.1

$$F_2(0) = x_2 \iff \mu_2(S_{in} - x_2, x_2) = D \iff \psi_2(x_2) = 0 \iff x_2 = \tilde{x}_2.$$

■

Preuve de la Prop. 2.2. Soit $\alpha = 0$. L'équilibre strictement positif est donné par la solution des équations

$$f_i(x_1, x_2) = 0, \quad \text{pour } i = 1, 2$$

D'après le Lemme 2.2, ces deux équations définissent deux fonctions $x_2 = F_i(x_1)$, pour $i = 1, 2$. Ainsi, l'équilibre strictement positif est donné par l'intersection de deux isoclines correspondant à ces deux fonctions (voir Fig. 3). D'après le Lemme 2.2, $F_1'(x_1) < -1$ et $F_2'(x_1) > -1$, pour $\alpha = 0$. Par suite, il existe un unique équilibre strictement positif si et seulement si $\bar{x}_i(0) > \tilde{x}_i$, pour $i = 1, 2$. ■

Preuve du Lem. 2.3. Notons

$$h_i(\alpha) = \mu_j(S_{in} - \tilde{x}_i, \alpha \tilde{x}_i) - D, \quad \text{pour } i, j = 1, 2, \quad \text{avec } j \neq i.$$

Nous rappelons que $\bar{x}_1(0) = S_{in} - \lambda_2$. D'après la condition (4), nous déduisons que $S_{in} - \tilde{x}_1 > \lambda_2$. D'où

$$h_1(0) = \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, 0) - D > \mu_2(\lambda_2, 0) - D = 0.$$

Comme $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$, alors

$$h_1(1) = \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \tilde{x}_1) - D < \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_2, \tilde{x}_2) - D = 0,$$

car la fonction $x_i \mapsto \mu_i(S_{in} - x_i, x_i)$ est strictement décroissante. De plus, nous avons

$$h'_i(\alpha) = \frac{\partial \mu_j}{\partial x_j} \tilde{x}_i < 0 \quad \text{pour } i, j = 1, 2 \text{ avec } j \neq i.$$

Par suite, il existe une unique solution $\alpha_1^c \in]0, 1[$ telle que $h_1(\alpha_1^c) = 0$ (voir Fig. 5). En outre,

$$h_2(1) = \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \tilde{x}_2) - D > \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_1, \tilde{x}_1) - D = 0.$$

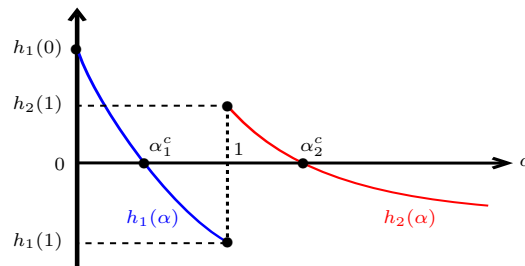


Figure 5. Existence de deux valeurs critiques dans le cas $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$.

Comme la fonction $h_2(\cdot)$ est strictement décroissante, alors il existe une unique solution $\alpha_2^c \in]1, +\infty[$ telle que $h_2(\alpha_2^c) = 0$ si et seulement si

$$\lim_{\alpha \rightarrow +\infty} h_2(\alpha) < 0 \quad \text{c'est-à-dire} \quad \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D.$$

■

Preuve de la Prop. 2.3. L'équilibre strictement positif est donné par la solution des équations

$$f_i(x_1, x_2) = 0, \quad \text{pour } i = 1, 2.$$

D'après le Lemme 2.2, ces deux équations définissent deux fonctions $x_2 = F_i(x_1)$.

– Si $0 \leq \alpha < \alpha_1^c$, alors d'après le Lemme 2.2, $F'_1(x_1) < -1$ et $F'_2(x_1) > -1$. De plus, $\bar{x}_i(\alpha) > \tilde{x}_i$, pour $i = 1, 2$. Par suite, les courbes $x_2 = F_i(x_1)$ s'intersectent une seule fois (voir Fig. 1(a))

– Si $\alpha_1^c < \alpha < 1$, alors d'après le Lemme 2.2, $F'_1(x_1) < -1$ et $F'_2(x_1) > -1$. De plus, $\bar{x}_1(\alpha) < \tilde{x}_1$ et $\bar{x}_2(\alpha) > \tilde{x}_2$. Par suite, les courbes $x_2 = F_i(x_1)$ ne s'intersectent pas (voir Fig. 1 (c)).

– Si $\alpha = 1$, alors $F'_i(x_1) = -1$, pour $i = 1, 2$. Comme $\tilde{x}_1 \neq \tilde{x}_2$ alors les courbes $x_2 = F_i(x_1)$ ne s'intersectent pas.

– Si $1 < \alpha < \alpha_2^c$, alors d'après le Lemme 2.2, $F'_1(x_1) > -1$ et $F'_2(x_1) < -1$. De plus, $\bar{x}_1(\alpha) < \tilde{x}_1$ et $\bar{x}_2(\alpha) > \tilde{x}_2$. Par suite, les courbes $x_2 = F_i(x_1)$ ne s'intersectent pas.

– Si $\alpha > \alpha_2^c$, alors d'après le Lemme 2.2, $F_1'(x_1) > -1$ et $F_2'(x_1) < -1$. De plus, $\bar{x}_i(\alpha) < \tilde{x}_i$, pour $i = 1, 2$. Par suite, les courbes $x_2 = F_i(x_1)$ s'intersectent une seule fois (voir Fig. 1 (e)).

Preuve de la Prop. 2.4. La matrice jacobienne en (x_1, x_2) du système (3) est :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) x_1 + \mu_1(S_{in} - x_1 - x_2, x_1 + \alpha x_2) - D, \quad m_{12} = \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) x_1,$$

$$m_{21} = \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_2, \quad m_{22} = \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_2 + \mu_2(S_{in} - x_1 - x_2, x_2 + \alpha x_1) - D.$$

La matrice jacobienne en $E_0 = (0, 0)$ est

$$\mathbf{J}_0 = \begin{bmatrix} \mu_1(S_{in}, 0) - D & 0 \\ 0 & \mu_2(S_{in}, 0) - D \end{bmatrix}.$$

D'après l'hypothèse **H3**, nous avons $\mu_i(S_{in}, 0) > D$, pour $i = 1, 2$, alors E_0 est toujours un nœud répulsif. La matrice jacobienne en $E_1 = (\tilde{x}_1, 0)$ est

$$\mathbf{J}_1 = \begin{bmatrix} \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) \tilde{x}_1 & \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) \tilde{x}_1 \\ 0 & \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \alpha \tilde{x}_1) - D \end{bmatrix}.$$

Donc l'équilibre E_1 est LES si et seulement si $\mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \alpha \tilde{x}_1) < D$, c'est-à-dire $\alpha > \alpha_1^c$. La matrice jacobienne en $E_2 = (0, \tilde{x}_2)$ est

$$\mathbf{J}_2 = \begin{bmatrix} \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \alpha \tilde{x}_2) - D & 0 \\ \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) \tilde{x}_2 & \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) \tilde{x}_2 \end{bmatrix}.$$

Donc l'équilibre E_2 est LES si et seulement si $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \alpha \tilde{x}_2) < D$, c'est-à-dire $\alpha > \alpha_2^c$. La matrice jacobienne en $E^* = (x_1^*, x_2^*)$ est

$$\mathbf{J}_{E^*} = \begin{bmatrix} \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) x_1^* & \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) x_1^* \\ \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_2^* & \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_2^* \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det J_{E^*} = \left[(\alpha - 1) \left(\frac{\partial \mu_1}{\partial S} \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial S} \right) + (1 - \alpha^2) \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} \right] x_1^* x_2^*,$$

$$\text{tr } J_{E^*} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} x_1^* + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} x_1^* - \frac{\partial \mu_2}{\partial S} x_2^* + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} x_2^* < 0.$$

Si $0 < \alpha < 1$, alors $\det J_{E^*} > 0$ et par suite, les deux valeurs propres de \mathbf{J}_{E^*} sont à partie réelle strictement négative. Ainsi, E^* est LES. Si $\alpha > 1$, alors $\det J_{E^*} < 0$ et E^* est un point col.

Preuve de la Prop. 2.5. On a $z = x_1 + x_2 \leq \max(S_{in}, z(0))$ pour tout $(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2$, d'où pour toute condition initiale positive, les solutions du système (3) sont positivement bornées et par suite les ensembles limites sont compacts non vides. D'après le théorème de Poincaré-Bendixson [5], ces ensembles limites sont soit des points d'équilibre soit des orbites périodiques soit des polycycles. En faisant le changement de variable $\xi_1 = \ln(x_1)$ et $\xi_2 = \ln(x_2)$, dont les dérivées par rapport au temps sont $\dot{\xi}_1 = \dot{x}_1/x_1$ et $\dot{\xi}_2 = \dot{x}_2/x_2$, le système (3) devient

$$\begin{cases} \dot{\xi}_1 &= \mu_1 (S_{in} - e^{\xi_1} - e^{\xi_2}, e^{\xi_1} + \alpha e^{\xi_2}) - D \\ \dot{\xi}_2 &= \mu_2 (S_{in} - e^{\xi_1} - e^{\xi_2}, e^{\xi_2} + \alpha e^{\xi_1}) - D. \end{cases}$$

Soit

$$G(\xi_1, \xi_2) = \begin{bmatrix} g_1(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}) \\ g_2(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}) \end{bmatrix}.$$

Notons que la divergence de G est

$$\mathbf{div} G = \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} \right) e^{\xi_1} + \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} \right) e^{\xi_2} < 0,$$

alors d'après le critère du Dulac, on ne peut pas avoir dans l'ensemble limite une orbite périodique ou un polycycle. Finalement, en utilisant le théorème de Butler-McGehee [5], nous déduisons que toutes les solutions convergent globalement vers l'équilibre strictement positif E^* pour toute condition initiale strictement positive. ■