Théorème de Thieme

Karim YADI

Département de mathmatiques Tlemcen

Mars 2020

- Dans les problèmes de chemostats, grâce au principe de conservation de masse, il est souvent fait usage d'une réduction du modèle sur une certaine variété. L'étude asymptotique est alors effectuée sur cette variété en examinant le problème réduit ou limite et les résultats obtenus sont récupérés pour le système initial pourvu que certaines hypothèses soient vérifiées. C'est l'objet de la théorie des systèmes asymptotiquement autonomes, mais plus particulièrement d'une des versions du théorème de Markus-Thieme.

- Dans les problèmes de chemostats, grâce au principe de conservation de masse, il est souvent fait usage d'une réduction du modèle sur une certaine variété. L'étude asymptotique est alors effectuée sur cette variété en examinant le problème réduit ou limite et les résultats obtenus sont récupérés pour le système initial pourvu que certaines hypothèses soient vérifiées. C'est l'objet de la théorie des systèmes asymptotiquement autonomes, mais plus particulièrement d'une des versions du théorème de Markus-Thieme.
- Contrairement à la théorie de Thikhonov et de Pontryagin-Rodygin, ce ne sont pas des résultats d'approximations des solutions du problème initial par les solutions du problème réduit, mais plutôt un résultat de convergence vers un équilibre asymptotiquement stable de tout le problème via la convergence vers un équilibre asymptotiquement stable des solutions du problème limite.

Les données

Nous avons fait le choix de présenter la version adaptée aux problèmes de chemostat et puisée du livre de Smith et Waltman. La preuve donnera un exemple d'utilisation d'un résultat très pratique dû à Butler et McGehee.

$$\begin{aligned} \dot{y} &= f(y,z), \\ \dot{z} &= Az, \end{aligned} \tag{1}$$

$$\dot{x} = f(y,0), \tag{2}$$

$$A \in \mathcal{M}_n(\mathbb{R}), \ (y,z) \in D \subset \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m, \quad x \in \Omega = \{x \in \mathbb{R}^n : (x,0) \in D\}.$$

Hypothèses

$H0$: $f \in C^1(D)$, D est positivement invariant pour (1), (2) est dissipatif.
$H1$: A est une matrice de Hurwitz.
$H2$: (2) a un nombre fini de points d'équilibre $x_1, ..., x_p$ dans Ω, tous hypeboliques.
$H3$: $\dim W^s(x_i) \begin{cases} = n, & \text{pour } i = 1, ..., r \\ < n & \text{pour } i = r+1, ..p. \end{cases}$
$H4$: $\Omega = \cup_{i=1}^{p} W^s(x_i)$.
$H5$: (2) n'a pas de cycle formé par des points d'équilibre (chaîne fermée).

Remarques

1. Les seuls points d'équilibre de (1) sont $(x_i, 0)$ et ils sont hyperboliques.
2. Si Λ^s et Λ^u sont les variétés stable et instable de (1), alrs $\dim \Lambda^s(x_i, 0) = m + \dim W^s(x_i)$ et $W^s(x_i) \times \{0\} = \Lambda^s(x_i, 0) \cap \{(y, z) \in D : z = 0\}$.
3. Si $i = 1, ..., r$, les équilibres x_i et $(x_i, 0)$ sont localement A.S. pour (2) et (1) respectivement.
4. D'après $H4$, tout point de Ω est "attiré" par un des x_i, $i = 1, ..., p$.

Théorème de Thieme

Theorem

Supposons satisfaites les hypothèses $H1$ *à* $H5$. *Si* $(y(t), z(t))$ *est une solution de (1), alors, pour uncertain* i*,*

$$\lim_{t \longrightarrow +\infty} (y(t), z(t)) = (x_i, 0),$$

i.e. $D \subset \cup_{i=1}^{p} \Lambda^s(x_i, 0)$.

Preuve

Par l'absurde :

- Soit γ la trajectoire de $(y(t), z(t))$. On suppose que pour tout $i = 1, ..., p$, la limite précédente n'est pas vérifiée. Si $\omega(\gamma)$ est l'ensemble ω-limite de γ, $\omega(\gamma) \neq \{(x_i, 0)\}$ quelque soit i.

Preuve

Par l'absurde :

- Soit γ la trajectoire de $(y(t), z(t))$. On suppose que pour tout $i = 1, ..., p$, la limite précédente n'est pas vérifiée. Si $\omega(\gamma)$ est l'ensemble ω-limite de γ, $\omega(\gamma) \neq \{(x_i, 0)\}$ quelque soit i.
- Soit $(x, 0)$ un point de $\omega(\gamma)$. Selon $H4$, soit $x = x_i$ pour un certain i, soit $x \in W^s(x_i)$ pour un certain i. Ainsi, il existe i tel que $(x_i, 0) \in \omega(\gamma)$. Un tel i est forcément dans $\{r + 1, ..., p\}$ car sinon $\omega(\gamma)$ contiendrait un équilibre localement A.S. et serait donc réduit à ce point. Ce qui contredit notre hypothèse.

Preuve

- **Théorème de Butler-McGehee** : *Supposons que P est un point hyperbolique de $\dot{x} = f(x)$ se trouvant dans l'ensemble $\omega(x_0)$ de l'orbite positive de x_0 et que $\omega(x_0) \neq \{P\}$, alors $\omega(x_0)$ rencontre non trivialement aussi bien la variété stable que la variété instable de P.*

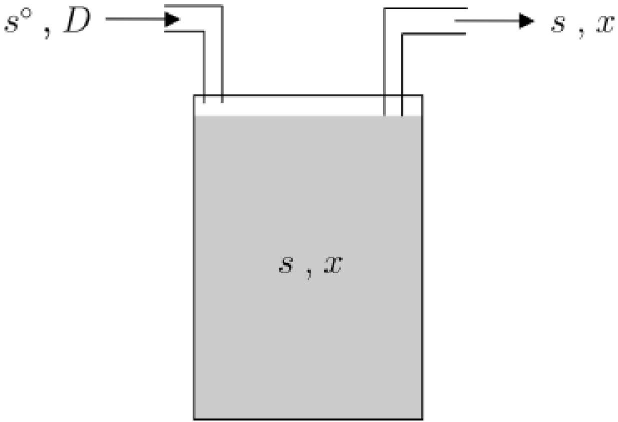
Preuve

- **Théorème de Butler-McGehee** : *Supposons que* P *est un point hyperbolique de* $\dot{x} = f(x)$ *se trouvant dans l'ensemble* $\omega(x_0)$ *de l'orbite positive de* x_0 *et que* $\omega(x_0) \neq \{P\}$*, alors* $\omega(x_0)$ *rencontre non trivialement aussi bien la variété stable que la variété instable de* P*.*
- D'après le théorème de B-McG., $\omega(\gamma)$ contient un point $(x, 0)$ tel que $x \neq x_i$ et $x \in W^u(x_i)$. D'après $H4$, $x \in W^s(x_j)$ pour un certain j. On a donc une chaîne $x_i \to x_j$. On réutilise le théorème de B-McG. pour affirmer qu'il existe un point x dans la variété instable de x_j qui soit aussi dans $\omega(\gamma)$. Cet argument répété un nombre fini de fois va conduire alors à l'existence d'un cycle reliant des points d'équilibre ce qui est en contradiction avec $H5$.

Preuve

- **Théorème de Butler-McGehee** : *Supposons que P est un point hyperbolique de $\dot{x} = f(x)$ se trouvant dans l'ensemble $\omega(x_0)$ de l'orbite positive de x_0 et que $\omega(x_0) \neq \{P\}$, alors $\omega(x_0)$ rencontre non trivialement aussi bien la variété stable que la variété instable de P.*
- D'après le théorème de B-McG., $\omega(\gamma)$ contient un point $(x, 0)$ tel que $x \neq x_i$ et $x \in W^u(x_i)$. D'après $H4$, $x \in W^s(x_j)$ pour un certain j. On a donc une chaîne $x_i \rightarrow x_j$. On réutilise le théorème de B-McG. pour affirmer qu'il existe un point x dans la variété instable de x_j qui soit aussi dans $\omega(\gamma)$. Cet argument répété un nombre fini de fois va conduire alors à l'existence d'un cycle reliant des points d'équilibre ce qui est en contradiction avec $H5$.
- **Remarque :** On peut aussi montrer à l'aide du théorème de Sard que $\cup_{i=r+1}^{p} \Lambda^s(x_i, 0)$ a une mesure de Lebesgue nulle.

Chemostat



Chemostat simple

$$\begin{aligned} ds/dt &= (S_0 - s)D - \frac{1}{\gamma}h(s)x, \\ dx/dt &= (h(s) - D)x, \\ s(0) \geq 0,\ & x(0) > 0 \end{aligned}$$

$s(t) =$ densité du substrat à l'instant t,
$x(t) =$ densité du micro-organisme à l'instant t.
$D =$ taux de dilution
$\gamma =$ coefficient de rendement que l'on supposera égal à 1.
$h(s) =$ taux de croissance spécifique du micro-organisme.
Hypothèse : $h(0) = 0$, h est C^1, croissante et majorée.

Approche directe

- D'ABORD :

Approche directe

- D'ABORD :
- Le quadrant positif $\mathbb{R}^2_+$ est positivement invariant

Approche directe

- D'ABORD :
- Le quadrant positif $\mathbb{R}^2_+$ est positivement invariant
- Les solutions à conditions initiales strictement positives sont asymptotiquement bornées

Approche directe

- D'ABORD :
- Le quadrant positif $\mathbb{R}^2_+$ est positivement invariant
- Les solutions à conditions initiales strictement positives sont asymptotiquement bornées
- "Break-even concentration" : $\lambda = h^{-1}(D)$.
  Points d'équilibre éventuels solutions de : $\dot{s} = 0, \dot{x} = 0,$
  $E_0 = (s = S_0, x = 0)$ existe toujours
  $E_1 = (s = \lambda, x = S_0 - \lambda)$ existe si $S_0 > \lambda$ i.e. $h(S_0) > D$

Approche directe

- D'ABORD :
- Le quadrant positif $\mathbb{R}_+^2$ est positivement invariant
- Les solutions à conditions initiales strictement positives sont asymptotiquement bornées
- "Break-even concentration" : $\lambda = h^{-1}(D)$.
  Points d'équilibre éventuels solutions de : $\dot{s} = 0, \dot{x} = 0$,
  $E_0 = (s = S_0, x = 0)$ existe toujours
  $E_1 = (s = \lambda, x = S_0 - \lambda)$ existe si $S_0 > \lambda$ i.e. $h(S_0) > D$
- Tous sur les axes positifs.

Linéarisation

$$Jac(E_0) = \begin{pmatrix} -D & -h(S^0) \\ 0 & h(S^0) - D \end{pmatrix}$$

Si $h(S_0) < D$, E_0 asymptotiquement stable [auquel cas E_1 n'existe pas]
Si $h(S_0) > D$, E_0 instable [auquel cas E_1 existe].

$$Jac(E_1) = \begin{pmatrix} -D - h'(s)(S^0 - \lambda) & -D \\ h'(s)(S^0 - \lambda) & 0 \end{pmatrix}$$

Trace $Jac(E_1) < 0$ & Déterminant $Jac(E_1) > 0 \Longrightarrow E_1$ asymptotiquement stable.

Stabilité globale

- Quand E_i, $i = 1, 2$, est a.stable, la stabilité est globale.

Stabilité globale

- Quand E_i, $i = 1, 2$, est a.stable, la stabilité est globale.
- Outils : Poincaré-Bendixson ou Fonction de Lyapounov radialement non bornée ou "autres".

Stabilité globale

- Quand E_i, $i = 1, 2$, est a.stable, la stabilité est globale.
- Outils : Poincaré-Bendixson ou Fonction de Lyapounov radialement non bornée ou "autres".
- Modèle de Monod

$$h(s) = \frac{ms}{a+s} \text{ (Michaelis-Menten)}$$

Stabilité asymptotique globale de E_1

$$V(s,x) = \int_{\lambda}^{s} \frac{\sigma - \lambda}{\sigma} d\sigma + \frac{a}{m-D} \int_{S_0-\lambda}^{x} \frac{\sigma - (S_0 - \lambda)}{\sigma} d\sigma \text{ (Hsu)}$$

Approche par réduction

$$\begin{aligned} ds/dt &= (S_0 - s)D - \frac{ms}{a+s}x, \\ dx/dt &= (h(s) - D)x, \\ s(0) \geq 0,\ & x(0) > 0 \end{aligned}$$

Trop de paramètres? Qu'à cela ne tienne!

On pose $\bar{s} = s/S_0$, $\bar{x} = x/S_0$, $\bar{t} = t/D$, puis on récupère nos anciennes notations.

$$\begin{aligned} \dot{s} &= 1 - s - \frac{ms}{a+s}x \\ \dot{x} &= (\frac{ms}{a+s} - 1)x \\ s(0) \geq 0,\ & x(0) > 0 \end{aligned} \tag{3}$$

N.B. $m \leftarrow m/D$, $a \leftarrow a/S_0$

Bilan des mases : $\dot{s} + \dot{x} = 1 - s - x \Longrightarrow \overset{\bullet}{(s + x - 1)} = 1 - s - x$
On pose

$$\Sigma = s + x - 1$$

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma} &= -\Sigma \\ \dot{x} &= \left(\frac{m(1 - x - \Sigma)}{a + 1 - x - \Sigma} - 1 \right) x \end{aligned}$$
$$\Sigma(0) > 0, \; x(0) > 0$$

Comme $\Sigma(t) \to 0$ exponentiellement quand $t \to +\infty$, l'ensemble oméga limite de (3) se trouve dans la droite $\Sigma = 0$.

Approche par réduction

Prolème réduit (ou limite)

$$\dot{x} = \left(\frac{m(1-x)}{a+1-x} - 1\right)x$$
$$x(0) > 0 \ \& \ 0 \leq x \leq 1$$

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \frac{m-1}{a+1-x}(1-\lambda-x)x \\ \text{où } \lambda &= \frac{a}{m-1} \text{ (break even concentration)} \end{aligned}$$

Résultats

$$(a)\ \text{Si } 0 < \lambda < 1, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (1 - \lambda, \lambda),$$
$$(b)\ \text{Si } \lambda \geq 1, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (0, 1)$$
$$(c)\ \text{Si } \lambda < 0, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (0, 1)$$

- (a) Persistence du micro-organisme,

Résultats

$$
\begin{aligned}
&(a) \text{ Si } 0 < \lambda < 1, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (1-\lambda, \lambda),\\
&(b) \text{ Si } \lambda \geq 1, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (0, 1)\\
&(c) \text{ Si } \lambda < 0, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (0, 1)
\end{aligned}
$$

- (a) Persistence du micro-organisme,
- (b) Lessivage (nutriments insuffisants),

Résultats

$$(a)\ \text{Si } 0 < \lambda < 1, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (1-\lambda, \lambda),$$
$$(b)\ \text{Si } \lambda \geq 1, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (0, 1)$$
$$(c)\ \text{Si } \lambda < 0, \text{ alors } \lim_{t \to +\infty} (x(t), y(t)) = (0, 1)$$

- (a) Persistence du micro-organisme,
- (b) Lessivage (nutriments insuffisants),
- (c) Lessivage (taux de dilution plus grand que le taux maximal de croissance).

Compétition dans un chemostat

$$
\begin{aligned}
ds/dt &= (S_0 - s)D - \frac{1}{\gamma_1}h_1(s)x_1 - \frac{1}{\gamma_2}h_2(s)x_2, \\
dx_1/dt &= (h_1(s) - D)x_1, \\
dx_2/dt &= (h_2(s) - D)x_2, ,
\end{aligned}
\tag{4}
$$

$s(t) =$ densité du substrat à l'instant t, S_0 concentration à l'entrée.
$x_i(t) =$ densité du $i^{ème}$ micro-organisme à l'instant t.
$D =$ taux de dilution.
$\gamma =$ coefficient de rendement que l'on supposera égal à 1.
$h_i(s) =$ taux de croissance spécifique du $i^{ème}$ micro-organisme.
Hypothèse : $h_i(0) = 0$, h_i est C^1, croissante et majorée.

Points d'équilibre

- D'ABORD :

1) Le cône positif $\mathbb{R}^3_+$ est positivement invariant
2) Les solutions à conditions initiales strictement positives sont asymptotiquement bornées

- "Break-even concentrations" : $\lambda_i = h_i^{-1}(D), i = 1, 2$

Points d'équilibres éventuels solutions de : $\dot{s} = 0, \dot{x}_i = 0, i = 1, 2$
$E_0 = (s = S_0, x_1 = 0, x_2 = 0)$ existe toujours
$E_1 = (s = \lambda_1, x_1 = S_0 - \lambda_1, x_2 = 0)$ existe si $h_1(S_0) > D$
$E_2 = (s = \lambda_2, x_1 = 0, x_2 = S_0 - \lambda_2)$ existe si $h_2(S_0) > D$
Tous sur le bord du cône positif.

Stabilité

Hypothèse : $\lambda_1 < \lambda_2$.

Par linéarisation

E_1 asymptotiquement stable, E_0 et E_2 instables

Comportement global : dans le cas où $h_i(s) = \dfrac{m_i s}{a_i + s}$,

Stabilité asymptotique globale de E_1

$$\begin{aligned} V(s, x_1, x_2) &= \int_{\lambda_1}^{s} \frac{\sigma - \lambda_1}{\sigma} d\sigma + c_1 \int_{S_0-\lambda_1}^{x} \frac{\sigma - (S_0 - \lambda_1)}{\sigma} d\sigma + \sum_{i=1}^{2} c_i x_i \\ \text{où } c_i &= \frac{a_i}{m_i - D} \end{aligned}$$

[Hsu]

Approche par réduction

Après reparamétrisation et en posant $\Sigma = 1 - s - x_1 - x_2$,

$$\begin{aligned}
\dot{\Sigma} &= -\Sigma, \\
\dot{x}_1 &= \left(\frac{m_1(1-\Sigma-x_1-x_2)}{a_1+1-\Sigma-x_1-x_2} - 1\right)x_1, \\
\dot{x}_2 &= \left(\frac{m_2(1-\Sigma-x_1-x_2)}{a_2+1-\Sigma-x_1-x_2} - 1\right)x_2, ,
\end{aligned}$$

Approche par réduction

On travaille alors avec le champ planaire (où on a fait tendre Σ vers 0)

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= \left(\frac{m_1(1-x_1-x_2)}{a_1+1-x_1-x_2}-1\right)x_1,\\
\dot{x}_2 &= \left(\frac{m_2(1-x_1-x_2)}{a_2+1-x_1-x_2}-1\right)x_2,,\\
& x_i(0)>0,\ i=1,2,\ x_1+x_2\leq 1
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= \frac{m_1-1}{a_1+1-x_1-x_2}(1-\lambda_1-x_1-x_2)x_1,\\
\dot{x}_2 &= \frac{m_2-1}{a_2+1-x_1-x_2}(1-\lambda_2-x_1-x_2)x_2,,\\
& x_i(0)>0,\ i=1,2,\ x_1+x_2\leq 1,\quad \lambda_i=\frac{a_i}{m_i-1}
\end{aligned} \tag{5}$$

Points d'équilibres

$$E_0 = (0,0) \text{ existe toujours}$$
$$E_1 = (1-\lambda_1, 0) \text{ existe si } 1-\lambda_1 > 0$$
$$E_2 = (0, 1-\lambda_2) \text{ existe si } 1-\lambda_2 > 0$$

$$\textit{Cas intéressants}: \; 0 < \lambda_i < 1$$

PRINCIPE D'EXCLUSION COMPETITIVE

Theorem

Si $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < 1$, *alors toute solution* $(x_1(t), x_2(t))$ *du problème limite (5) tend vers* $(1-\lambda_{1,}0)$ *quand* t *tend vers* $+\infty$.

Corollary

Si $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < 1$, *alors toute solution* $(s(t), x_1(t), x_2(t))$ *du problème nominal (4) tend vers* $(\lambda_1, 1-\lambda_{1,}0)$ *quand* t *tend vers* $+\infty$.

Idée de la preuve du théorème et du corollaire

E_0 REPULSIF car : $\mu = \dfrac{(m_1 - 1)(1 - \lambda_1)}{1 + a_1} > 0, \ \nu = \dfrac{(m_1 - 1)(1 - \lambda_2)}{1 + a_2} > 0$

E_1 localement A. Stable car : $\mu = \dfrac{a_1 m_1(\lambda_1 - 1)}{(\lambda_1 + a_1)^2} < 0, \ \nu = \dfrac{(m_2 - 1)(\lambda_1 - \lambda}{\lambda_1 + a_2}$

E_2 point-selle car : $\mu = \dfrac{(m_1 - 1)(\lambda_2 - \lambda_1)}{\lambda_2 + a_2} > 0, \ \ \nu = \dfrac{a_2 m_2(\lambda_2 - 1)}{(\lambda_2 + a_2)^2} < 0$

Soit $(x_1(t), x_2(t))$ solution de (5) , d'orbite γ, telle que $x_1(0) > 0, x_2(0) > 0$.

E_0 répulsif, il ne peut être un point oméga limite de γ
E_2 ne peut être un point oméga limite de γ (Butler-McGehee)
E_1 globalement attractif (Dissipativité et Poincaré-Bendixson)

On remonte au système de départ par le thorème de Thieme et on conclut.

Référence principale : Hal L. Smith and Paul Waltman, *The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Compétition*, Cambridge University Press, 1995.