



RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE
Ministère de L'enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
UNIVERSITÉ IBN KHALDOUN TIARET
FACULTÉ DE MATHÉMATIQUES ET DE L'INFORMATIQUES
Département de Mathématiques



MÉMOIRE MASTER

Présenter en vue de l'obtention du diplôme de master

Spécialité :

« Mathématiques »

Option :

«Analyse fonctionnelle et équations différentielles »

Présenté Par :

Chaibdraa Hind
Bourokba Maroua

Sous L'intitulé :

Sur la modélisation et l'analyse mathématique : chémostat en biologie

Soutenu publiquement le 12 / 06 / 2024
à Tiaret devant le jury composé de :

Mr MAHROUZ Tayeb

MCA Université de Tiaret

Président

Mr BENMEHIDI Hammou

MCB Université de Tiaret

Examinateur

Mr DELLAL Mohamed

MCA Université de Tiaret

Encadreur

Année universitaire : 2023/2024

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier **ALLAH** pour m'avoir guidée pour atteindre ce stade.

Je voudrais adresser tout ma gratitude à mon encadreur de ce mémoire monsieur **MOHAMED DELLAL** pour sa patience, ses judicieux conseils, qui ont contribué à alimenter ma réflexion.

Un grand merci aux membres du jury : Au professeur **MAHROUZ Tayeb**, au professeur **BENMEHIDI Hammou**, pour l'honneur qu'ils m'ont fait en acceptant de juger ce travail, merci à vous tous.

J'exprime aussi ma gratitude et mon respect à les enseignants qui ont contribué à ma formation durant mes études.

Mes remerciements vont aussi, à toute personne qui de près ou de loin, a contribué à la réalisation de ce mémoire.

Dédicaces

Avec l'expression de ma reconnaissance, je dédie ce modeste travail à ceux qui, quels que soient les termes embrassés, je n'arriverais jamais à leur exprimer mon amour sincère.

A l'homme, mon précieux offre du dieu, qui doit ma vie, ma réussite et tout mon respect : mon cher père.

A la femme qui a souffert sans me laisser souffrir, qui n'a jamais dit non à mes exigences et qui n'a épargné aucun effort pour me rendre heureuse : mon adorable mère.

A mes chères sœurs et mon cher frère qui n'ont pas cessée de me conseiller, encourager et soutenir tout au long de mes études. que Dieu les protège et leurs offre la chance et le bonheur.

A toute ma famille de loin ou de près.

A tous mes collègues de ma promotion.

A tous les enseignants qui ont contribué à ma formation durant mes études.

Merci pour leurs amours et leurs encouragements.

Sans oublier mon binome pour son soutien moral, sa patience et sa compréhension tout au long de ce projet.

Table des matières

Table des matières	2
Introduction	8
1 Préliminaire	9
1.1 Systèmes dynamiques	9
1.2 Notion de stabilité des équilibres	10
1.3 Linéarisation.	10
1.4 Critère de Routh-Hurwitz [8]	11
1.5 Le Chémostat	12
1.6 Substrat	13
1.7 Fonction de croissance	13
1.7.1 Fonction de Monod	14
1.7.2 Fonction de Haldane	14
1.8 Le diagramme opératoire	15
2 La compétition dans le chémostat	17
2.1 Modèle du chemostat simple	17
2.1.1 L'existence des équilibres	18
2.1.2 Stabilité locale des équilibres [8]	19
2.1.3 Diagramme opératoire	20
2.2 Compétition dans le chémostat	22
2.2.1 Les points d'équilibre	23
2.2.2 Existence des points d'équilibre	24
2.2.3 Stabilité locale des équilibres	24
2.2.4 Le diagramme opératoire [8]	25
3 La compétition dans le chémostat entre les organismes porteurs de plasmides et sans plasmides	27
3.1 Modèle du plasmide simple	27
3.2 Hypothèses sur le modèle	28

3.2.1	Existence et stabilité des équilibres	30
3.3	Stabilité asymptotique locale des équilibres	32
3.4	Le diagramme opératoire	35
4	La compétition entre les organismes porteurs de plasmides et sans plasmides avec des taux de dilution différents	38
4.1	Modèle de plasmide avec des taux de dilution différents	38
4.2	Existence des équilibres	40
4.2.1	Existence des points d'équilibre	40
4.3	Stabilité asymptotique locale des équilibres	43
4.4	Construction du diagramme opératoire	46
4.5	Exemples	48
4.5.1	Diagramme opératoire : Les courbes Γ_2 et Γ_4 ne se coupent pas	49
4.5.2	Diagramme opératoire : Les courbes Γ_2 et Γ_4 se coupent	51
	Conclusion	53

Table des figures

1.1	Modèle d'un chémostat	13
1.2	Taux de croissance de type Monod.	14
1.3	Taux de croissance de type Haldane.	15
2.1	Diagramme opératoire du système (2.1)	21
2.2	Diagramme opératoire du système (2.4)	26
3.1	Graphiques illustratifs des fonctions f_1 et f_2 et définitions des seuils de croissance λ^* et λ_2	29
3.2	Diagramme opératoire du système (3.2)	36
4.1	Diagramme opératoire : Les courbes Γ_2 et Γ_4 ne se coupent pas . . .	50
4.2	Diagramme opératoire : Les courbes Γ_2 et Γ_4 se coupent	52

Liste des tableaux

2.1	Les équilibres et leur nature dans le cas f de "type Monod".	20
2.2	L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (2.1).	22
2.3	Existence et stabilité locale des équilibres du système (2.4).	25
2.4	L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig(2.2).	26
3.1	Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.2).	35
3.2	Définitions des régions du diagramme opératoire	36
3.3	L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (3.2).	37
4.1	Existence et stabilité locale des équilibres du système (4.2).	46
4.2	Définitions des régions du diagramme opératoire	48
4.3	Les valeurs des paramètres pour les Figs (4.1) et (4.2).	49
4.4	L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (4.1).	50
4.5	L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (4.2).	52

Notation

\mathbb{R}	:	L'ensemble des nombres reeles.
D	:	Le taux du diltion.
S^0	:	Consentration du substrat à l'entrée.
S, D	:	Parametres opératoires.
M	:	La matrice jacobienne.
$m_i, a_i, q, i = 1, 2$:	Paramètres biologiques.
$\lambda^*, \lambda_i, i = 0..2$:	Les solution de l'équation .
$\lambda_i, i = a, b, c$:	Les valeurs propres.
$f_i, i = 0..2$:	Les fonctions des taux de croissance des compétiteurs de type de Monod.
E_c	:	Le point d'équilibre positive.
$E_i, i = 0..2$:	Les points d'équilibres.
$\mathcal{J}_i, i = 1..4$:	Les régions du diagramme opératoire.
$\Gamma_i, i = 1..4$:	Les courbes du diagramme opératoire.
L.E.S	:	Localement exponentiellement stable.
L.A.S	:	Localement asymptotiquement stable.

Introduction

Les recherches présentées dans ce mémoire s'inscrivent dans les domaines de modélisation et de l'analyse mathématique des équations différentielles ordinaires. Notre travail se situe dans cette dernière direction. Il consiste en l'élaboration et l'étude, essentiellement théorique, de modèles mathématiques pour la compétition, dans un chémostat.

Ce mémoire est structuré à 4 chapitres.

Dans le chapitre un, nous rassemblons les définitions utilisés dans la suite de travail.

Dans le chapitre deux, nous introduisons le modèle mathématique de la croissance d'une seule espèce et de n espèces de micro-organismes sur une ressource dans un chémostat.

Dans le chapitre trois et quatre, nous allons étudier un modèle de compétition entre les organismes porteurs de plasmides et ceux sans plasmides dans un chémostat. De tels modèles sont pertinents pour la production commerciale d'organismes génétiquement modifiés en culture continue. Le modèle avec des rendements identiques a été étudié dans la littérature existante. Cependant, il est important de considérer la situation plus générale dans laquelle les rendements sont distincts. L'objet de notre travail est de fournir l'analyse locale du modèle dans le cas de différents taux de prélèvement. Dans ce cas, la loi de conservation échoue. Le diagramme opératoire donnant le comportement asymptotique du modèle vis-à-vis des paramètres opératoires est également présenté. Sans d'une seule espèce Et une conclusion à la fin.

Chapitre 1

Préliminaire

1.1 Systèmes dynamiques

Un système dynamique est un modèle permettant de décrire l'évolution au cours du temps d'un ensemble d'objets en interaction. Cet ensemble d'objets est défini par le modélisateur. On suppose que l'état d'un système, à un instant donné, peut être représenté par un élément x d'un espace d'état ν qui est un ouvert de \mathbb{R}^n . L'évolution du système peut être décrite par un système différentiel sur ν qu'on écrira

$$x' = f(x), \quad x \in \nu \quad (1.1)$$

où $f : \nu \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction continue, voir [8].

Définition 1.1.1. [8] *La fonction x est dite solution de (1.1) sur un intervalle $I \subset \mathbb{R}$ dans ν si elle est définie et continûment dérivable sur I , et si x satisfait (1.1).*

Définition 1.1.2. [8] *Soit $a \in \nu$. Résoudre le problème de Cauchy associé au système (1.1) consiste en la détermination des solutions du système (1.1) satisfaisant la condition initiale*

$$x(0) = a$$

Théorème 1.1.1. [9] *(Existence et unicité)*

Si f admet des dérivées partielles continues dans ν , alors pour tout $x_0 \in \nu$, il existe $\delta > 0$ et une unique solution du système différentiel (1.1) de condition initiale $x(0) = x_0$, définie dans $] -\delta, \delta[$

Soit le système différentiel non-autonome défini par

$$y' = F(t, y) \quad y \in \nu \subset \mathbb{R}^n, t \in \mathbb{R} \quad (1.2)$$

et tel que F est continue et localement lipschitzienne.

1.2 Notion de stabilité des équilibres

Soit $x^* \in \nu$ un point d'équilibre du système (1.1) .

Définition 1.2.1. (Point d'équilibre [9])

Un point $x^* \in \nu$ est dit point d'équilibre (ou stationnaire) de (1.1) si et seulement si $f(x^*) = 0$ ou si $x(t) = x^*$.

Définition 1.2.2. (point d'équilibre stable[8])

On dit que x^* est un point d'équilibre stable pour (1.1) si pour tout $\epsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que pour toute condition initiale $x_0 \in B$ on ait :

$$\|x_0 - x^*\| < \delta \implies \|x(t, x_0) - x^*\| < \epsilon, \forall t > 0$$

Définition 1.2.3. (Orbite [9])

L'orbite γ du point x_0 est la trajectoire qui passe par ce point. Elle est définie par $\gamma(x_0) = \{x(t, x_0) \in \nu, t \in \mathbb{R}\}$.

Si x_0 est un point d'équilibre alors $\gamma(x_0) = \{x_0\}$

Définition 1.2.4. (Équilibre asymptotiquement stable [8])

x^* est un point asymptotiquement stable pour le système (1.1) s'il est stable et attractif.

1.3 Linéarisation.

Soit $x^* \in \nu$ un point d'équilibre du système (1.1). Le système linéaire

$$x' = Mx, \quad \text{avec} \quad M = \frac{df}{dx}(x^*)$$

est dit la linéarisation de (1.1) autour du point d'équilibre x^* , où M est la matrice Jacobienne[8].

Définition 1.3.1. [8] L'équilibre x^* est dit hyperbolique si toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne M sont de partie réelle non nulle

Définition 1.3.2. [8] L'équilibre x^* est appelé un puits (resp. une source) si toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne M sont de partie réelle strictement négative (resp. positive). Un point d'équilibre hyperbolique qui n'est ni un puits, ni une source est appelé un point selle.

Théorème 1.3.1.

- Existe une valeur propre λ de M telle que $\text{Re } \lambda > 0$ alors le point d'équilibre x^* est instable.
- Si toutes les valeurs propres de M sont à partie réelle strictement négative, alors le point d'équilibre x^* est asymptotiquement stable.
- Le point d'équilibre x^* est stable si et seulement si toute valeur propre de M est à partie réelle négative ou nulle, et si toute valeur propre à partie réelle nulle est simple.

Définition 1.3.3. La matrice M est dite de Hurwitz si toutes ses valeurs propres sont à partie réelle strictement négative.

1.4 Critère de Routh-Hurwitz [8]

Le critère de Routh-Hurwitz donne les conditions nécessaires et suffisantes pour que les racines d'un polynôme de degré $n \geq 3$ soient à partie réelle négative. Supposons que le système (1.1) soit linéarisé et $x' = Mx$ est sa linéarisation autour d'un point d'équilibre x^* . Les valeurs propres de M sont les racines de son polynôme caractéristique :

$$P(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + a_2\lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n.$$

Ainsi, on a le critère de Routh-Hurwitz suivant : Toutes les racines de l'équation :

$$P(\lambda) = 0.$$

ont des parties réelles négatives si et seulement si les inégalités suivantes sont satisfaites

$$a_1 > 0, \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix} > 0, \dots, \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \cdot & \cdot & 0 \\ 1 & a_2 & a_4 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & \cdot & a_3 & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & & & & & a_n \end{vmatrix} > 0$$

Par exemple, pour $n = 3$ les conditions de Routh-Hurwitz sont définies de la manière suivante :

$$a_1 > 0, a_3 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0.$$

1.5 Le Chémostat

Un chemostat est un appareil de laboratoire (de type bioréacteur) dans lequel poussent, de façon contrôlée, des organismes (bactéries, phytoplancton). On peut schématiser un chemostat de la façon suivante : On place dans la chambre du chemostat les organismes dont on veut étudier la croissance. Ces organismes sont "nourris" par l'entrée dans le système de nutriment, à un taux D et une concentration S^0 . Trois modes de fonctionnement : en "batch". Ici, l'entrée et la sortie sont nulles. On assiste à une croissance exponentielle des organismes. en "fed batch". Seule la sortie est nulle. C'est le mode de fonctionnement préféré lorsque l'objectif est le contrôle de la population. en continu. Le débit de la sortie est égal au débit de l'entrée. Le volume est donc constant dans la chambre. Dans le cas du chemostat, c'est le troisième type de fonctionnement (en continu) qui est privilégié. Ainsi, le mélange phytoplancton-nutriment est chassé du chemostat au même taux D que l'entrée

Le modèle le plus connu et le plus simple du chémostat décrivant l'évaluation d'une seule espèce est donné par :

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - \sum_{i=1}^{i=n} \frac{1}{\gamma_i} f_i(S(t))x_i(t) \\ x'(t) = [f_i(S(t)) - D_i]x_i(t) \end{cases}$$

– x la concentrations des compétiteurs.

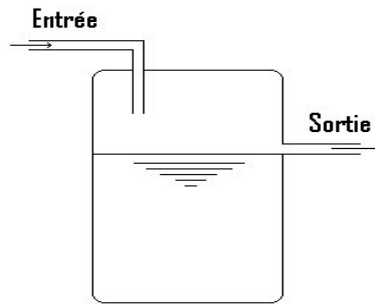


FIGURE 1.1 – Modèle d'un chémostat

- S la concentration du substrat.
- S^0 la concentrations du substrat à l'entrée du chémostat.
- D le taux de dilution.
- f_i le taux de croissance des compétiteurs.

1.6 Substrat

En chimie, un substrat est une substance, généralement solide, utilisée comme base et sur laquelle on dépose des réactifs afin d'y provoquer une réaction chimique formant des produits. Le substrat contient déjà au moins l'un des réactifs nécessaires à la réaction.

1.7 Fonction de croissance

Les fonctions de croissance sont influencées par différents facteurs environnementaux parmi lesquels nous avons : la concentration en substrat, la concentration en biomasse, le potentiel d'hydrogène, la température, la concentration en oxygène dissoute, l'intensité lumineuse et divers inhibiteurs de la croissance microbienne. Nous choisissons quatre fonctions de croissance que nous citons ci-dessous dépendant de la concentration en substrat uniquement, ou dépendant de la concentration en substrat et de la concentration en biomasse simultanément. Différentes autres fonctions dépendant des autres paramètres physico-chimiques ou biologiques.

1.7.1 Fonction de Monod

La fonction de type Monod est une fonction monotone et bornée. Cette fonction de croissance définit une corrélation entre le taux de croissance f d'une population de micro-organismes et la concentration S en substrat limitant. Elle est donnée par :

$$f(S) = \frac{mS}{a + S} \quad , S \geq 0 \quad m = \sup f(S)$$

où m représente le taux de croissance maximal et a représente la constante de demi-saturation. Autrement dit, a correspond à la valeur où le taux de croissance est demi-maximal : $f(a) = \frac{m}{2}$. Les valeurs m et a diffèrent selon la population de micro-organismes considérée. La fonction de Monod de par sa définition est analogue à la fonction de Michaëlis et Menten. En effet, elle a été introduite par Michaëlis et Menten en 1913, voir [16]. Ensuite, elle a été utilisée par Briggs et Haldane en 1925 afin d'exprimer une réaction enzymatique avec un seul substrat. voir [2] Enfin, en 1942, elle a été utilisée par Monod dans le cas de la croissance de micro-organismes. voir [3]. Pour de plus amples détails, voir [15], [17].

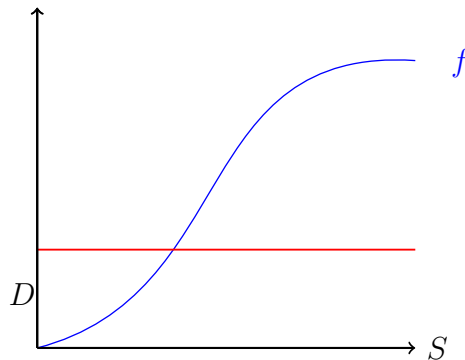


FIGURE 1.2 – Taux de croissance de type Monod.

1.7.2 Fonction de Haldane

La fonction de croissance de Haldane a été introduite pour tenir compte des concentrations de substrat trop élevées qui peuvent inhiber la croissance des micro-organismes. voir Elle est donnée par :

$$f(S) = \frac{mS}{a + S + \frac{S^2}{k}} \quad , s \geq 0 \quad , m = \sup(f(S)) \quad , m_0 = m \times (1 + \sqrt{\frac{a}{k}})$$

Cette expression comportant trois paramètres spécifiques a été proposée par Andrews, voir [1]. C'est une relation entre la vitesse de croissance des micro-organismes, une faible concentration de substrat limitante et une inhibition si la concentration de substrat limitante devient trop forte. Cette fonction de croissance est non-monotone où m représente le taux de croissance maximal, a représente la constante de demi-saturation dans l'absence d'inhibition et k représente la constante d'inhibition, Le terme d'inhibition $\frac{S^2}{k}$ devient non négligeable au fur et à mesure que S augmente. Dans le cas où l'inhibition de substrat est négligée, la fonction de Haldane devient une fonction de Monod.

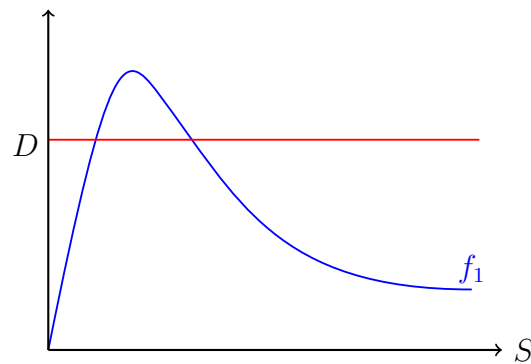


FIGURE 1.3 – Taux de croissance de type Haldane.

1.8 Le diagramme opératoire

Le diagramme opératoire est le diagramme de bifurcation pour lequel les valeurs des paramètres biologiques sont fixées. Ces paramètres biologiques sont les paramètres de la fonction de croissance car ils dépendent des micro-organismes, des substrats et du taux de conversion Y , et sont généralement estimés en laboratoire. Indépendamment des paramètres physicochimiques tels que le potentiel d'hydrogène ou la température manipulés dans un chémostat, il existe deux autres paramètres essentiels pouvant être maniés par les laborantins : la concentration de

substrat en entrée S^0 et le taux de dilution D . Ainsi, les coordonnées du diagramme opératoire à savoir les paramètres opératoires se définissent par la concentration de substrat en entrée S^0 et le taux de dilution D . Dans un cadre général, le comportement asymptotique du chémostat dépend des relations entre la concentration de substrat en entrée S^0 et le seuil de croissance $\lambda(D) \in [0, +\infty)$, appelé aussi seuil de rentabilité et dit en anglais break-even concentration. Il est défini par

$$\lambda(D) := f^{-1}(D).$$

Sachant que le comportement du modèle étudié est discuté par rapport aux paramètres opératoires, le diagramme opératoire est considéré comme l'outil qui permet de localiser les différents résultats possibles dans l'espace des paramètres (S^0, D) , lorsque ces derniers sont fixés. C'est pourquoi, les diverses régions qui définissent le diagramme opératoire correspondent à des comportements asymptotiques qualitativement différents [19].

Chapitre 2

La compétition dans le chémostat

2.1 Modèle du chemostat simple

Au cours de cette section la fonction $S \mapsto f(S)$ est continue, avec une dérivée continue, positive et nulle en 0. Nous partons de l'hypothèse de sa croissance initiale, puis nous considérons la possibilité d'inhibition en la supposant d'abord croissante, puis décroissante, voir [10].

Supposons sans perte de généralité que le taux de rendement soit égal à $(\frac{1}{\gamma} = 1)$. Ainsi, le système suivant est considéré :

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - f(S(t))x \\ x'(t) = (f(S(t)) - D)x \end{cases} \quad (2.1)$$

Les Théorèmes d'existence et d'unicité 1.1.1 s'appliquent, étant donné que l'on suppose que f possède une dérivée continue, assurant des dérivées partielles continues pour le second membre de (2.1).

Nous postulons que la fonction f est de classe C^1 satisfait les conditions suivantes :

H1 : f est définie pour $S \geq 0$ et bornée.

H2 : $f(0) = 0$ et $f'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Cette fonction est qualifiée de "Monod". La bornitude reflète la capacité limitée de la cellule à absorber une quantité définie de nutriments. La positivité des fonctions de croissance indique que la cellule ne perd pas de masse en cas de privation alimentaire, éliminant ainsi tout échange dans le sens cellule-environnement.

2.1.1 L'existence des équilibres

Les équilibres du système (2.1) sont obtenus en résolvant le système :

$$\begin{cases} 0 = (S^0 - S)D - f(S)x \\ 0 = (f(S) - D)x \end{cases} \quad (2.2)$$

De la deuxième équation on déduit

$$x = 0 \quad \text{ou} \quad f(S) = D$$

- A l'état stationnaire $x^* = 0$ correspond, en utilisant la première équation, l'état $S^* = S^0$. Le régime permanent correspondant est le lessivage

$$E_0(S^0, 0).$$

- Supposons maintenant que l'équation

$$f(S) = D$$

admet une solution $\lambda(D)$ vérifiant la propriété $\lambda < S^0$. Alors le système (2.1) admet un deuxième équilibre. En effet en l'état stationnaire λ tel que $f(\lambda) = D$, la première équation s'écrit

$$0 = (S^0 - \lambda)D - Dx$$

On en déduit que

$$x^* = S^0 - \lambda$$

qui est bien positif car $\lambda < S^0$. L'équilibre permanent correspondant

$$E_c(\lambda, S^0 - \lambda)$$

La solution de "lessivage" existe toujours, et les autres solutions sont (S^*, x^*) où S^* est une valeur de S telle que $f(S^*) = D$ et $x^* = S^0 - S^*$.

2.1.2 Stabilité locale des équilibres [8]

Un équilibre est considéré comme localement exponentiellement stable **L.E.S** lorsque les parties réelles des valeurs propres de la matrice Jacobienne en ce point sont strictement négatives. La matrice jacobienne du système (2.1) à l'équilibre E^* est exprimée comme suit :

$$M = \begin{bmatrix} -D - f'(S^*)x^* & -f(S^*) \\ f'(S^*)x^* & f(S) - D \end{bmatrix}$$

- La matrice jacobienne à l'équilibre $E_0(S^0, 0)$ est représentée par :

$$M(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f(S^0) \\ 0 & f(S^0) - D \end{bmatrix}$$

Les valeurs propres sont $-D$ et $f(S^0) - D$.

Ainsi, l'équilibre E_0 est localement exponentiellement stable **L.E.S** si et seulement si

$$D > f(S^0)$$

.

- Supposons que l'équilibre E_c existe, c'est-à-dire $\lambda < S^0$. La matrice jacobienne à l'équilibre $E_c(\lambda, S^0 - \lambda)$ est donnée par

$$M(E_c) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda)f'(\lambda) & -D \\ (S^0 - \lambda)f'(\lambda) & 0 \end{bmatrix}$$

On à

$$\text{trace}(M(E_c)) = -D - (S^0 - \lambda)f'(\lambda) < 0$$

et

$$\det(M(E_c)) = D(S^0 - \lambda)f'(\lambda) > 0$$

La trace est strictement négative, et le déterminant est strictement positif, indiquant que les valeurs propres ont toutes deux une partie réelle strictement négative.

Ainsi, E_c est **L.E.S**, attirant toutes les solutions voisines, en particulier les solutions positives.

Ces résultats sont récapitulés dans le tableau 1 :

Équilibres	Existence	L.E.S
E_0	Existe toujours	$\lambda > S^0$
E_c	$\lambda < S^0$	L.E.S lorsque $\lambda < S^0$

TABLE 2.1 – Les équilibres et leur nature dans le cas f de "type Monod".

Proposition 2.1. *i) Si E_0 est L.E.S, alors E_c n'existe pas*
ii) Si E_c est L.E.S, alors E_0 instable

2.1.3 Diagramme opératoire

Rappelons que l'entrée du chemostat est le substrat. les grandeurs relatives au substrat d'entrée sont :

* S^0 la concentration du substrat à l'entrée du chemostat

* $D(t)$ le taux de dilution défini par (débit d'entrée/volume du chémostat)

ce sont ces deux grandeurs que l'opérateur injecte au système sous forme de combinaison (S^0, D) ,

puisque les points d'équilibres sont fortement affectés par cette combinaison, le choix de (S^0, D) doit être étudié et cette doit palier toutes les valeurs que peuvent prendre ces entrées en pratique, voir [14].

Il existe un outil qui nous permet de visualiser des zones distinctes, affectées différemment par les combinaisons d'entrée. Cet outil est le diagramme opératoire, dont le nom fait référence à l'opérateur.

Il existe deux manières de dessiner un diagramme opératoire :

Solution analytique

Nous avons déjà défini les zones d'existence et de stabilité de chaque équilibre. Rappelons que dans le diagramme opératoire nous situons les zones de stabilité en fonction des combinaisons (S^0, D) . Donc il nous faut écrire les conditions d'existence et de stabilité sous forme d'inégalité entre D et $f(S^0)$, où f est une fonction.

Premier équilibre

La condition de stabilité dont nous disposons est : $\lambda > S^0$ qui est déjà sous la forme souhaitable, quant à l'existence, il existe toujours.

Deuxième équilibre

La condition d'existence du deuxième point d'équilibre est $\lambda < S^0$ donc la condition de stabilité du deuxième point d'équilibre est elle même.

Récapitulons : Nous avons deux points d'équilibres dont chacun a une condition d'existence et une condition de stabilité :

- ▷ La condition d'existence du premier point d'équilibre : pas de condition.
- ▷ La condition d'existence du deuxième point d'équilibre : $S^0 > \lambda$.
- ▷ La condition de stabilité du premier point d'équilibre : $S^0 < \lambda$.
- ▷ La condition de stabilité du deuxième point d'équilibre : $S^0 > \lambda$.

Notons la zone où $S^0 < \lambda$ par \mathcal{J}_1 qui est la zone de stabilité du premier point d'équilibre et la zone où $S^0 > \lambda$ par \mathcal{J}_2 qui est la zone d'existence et de stabilité du deuxième point d'équilibre.

Le diagramme opératoire que nous cherchons est le suivant :

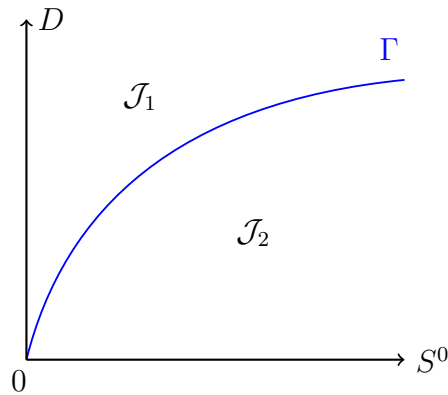


FIGURE 2.1 – Diagramme opératoire du système (2.1)

Regions	E_0	E_c
\mathcal{J}_1	Stable	N'existe pas
\mathcal{J}_2	Instable	Stable

TABLE 2.2 – L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (2.1).

2.2 Compétition dans le chémostat

Dans ce paragraphe, nous examinons différentes espèces de micro-organismes se trouvant dans un chémostat, où elles rivalisent pour une ressource limitée nécessaire à leur croissance. Nous formulons une généralisation du modèle de chémostat précédemment présenté pour prendre en compte plusieurs espèces [4],[12],[11] :

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - \sum_{i=1}^{i=n} f_i(S(t))x_i(t) \\ x'_i(t) = (f_i(S(t)) - D)x_i(t), \quad i = 0 \dots n \end{cases} \quad (2.3)$$

La concentration de chaque espèce, $x_i(t)$, est définie à un instant donné, tandis que n représente le nombre total d'espèces. La fonction $f_i(S(t))$ quantifie le taux de croissance de chaque espèce. Nous simplifions en supposant que les coefficients de rendement γ_i sont unifiés à 1. Nous nous interrogeons sur la coexistence possible de deux espèces ou plus, toutes dépendantes d'une même ressource. Si tel est le cas, cela indique une coexistence harmonieuse ; autrement, si une espèce perdure seule tandis que les autres disparaissent, cela implique une exclusion. Dans le contexte du chémostat, la ressource en question est le substrat. La notion de coexistence est abordée en termes de permanence. Nous examinons spécifiquement la compétition entre deux espèces, x_1 et x_2 , pour l'accès au substrat S . Les équations du modèle sont ensuite présentées comme suit :

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - f_1(S(t))x_1(t) - f_2(S(t))x_2(t) \\ x'_1(t) = (f_1(S(t)) - D)x_1(t) \\ x'_2(t) = (f_2(S(t)) - D)x_2(t) \end{cases} \quad (2.4)$$

Les Théorèmes d'existence et d'unicité 1.1.1 s'appliquent, étant donné que l'on suppose que f_i possède des dérivées continues, assurant des dérivées partielles

continues pour le second membre de (2.4).

2.2.1 Les points d'équilibre

Nous entamons d'abord en déterminant les équilibres du système (2.4) dans.

$$\begin{cases} (S^0 - S)D - f_1(S)x_1 - f_2(S)x_2 = 0 \\ (f_1(S) - D)x_1 = 0 \\ (f_2(S) - D)x_2 = 0 \end{cases} \quad (2.5)$$

De la deuxième et la troisième équation de (2.5), il s'ensuit que :

$$x_1 = 0 \quad \text{ou} \quad f_1(S) = D$$

et

$$x_2 = 0 \quad \text{ou} \quad f_2(S) = D$$

- Si $x_1 = 0$ et $x_2 = 0$, alors de la première équation de (2.5), nous déduisons que $S = S^0$. C'est l'équilibre de lessivage :

$$E_0 = (S^0, 0, 0)$$

- Si $f_1(S) = D$ et $x_2 = 0$, alors de la première équation de (2.5), on obtient $x_1 = S^0 - S$
C'est l'équilibre d'extinction de x_2 :

$$E_1 = (\lambda_1, S^0 - \lambda_1, 0)$$

et λ_1 est défini comme l'unique solution de $f_1(S) = D$.

- Si $f_2(S) = D$ et $x_1 = 0$, alors de la première équation de (2.5), on obtient $x_2 = S^0 - S$
C'est l'équilibre d'extinction de x_1 :

$$E_2 = (\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2)$$

et λ_2 est défini comme l'unique solution de $f_2(S) = D$.

2.2.2 Existence des points d'équilibre

Supposons que **(H1)** et **(H2)** soient satisfaites. Le système (2.4) possède les points d'équilibre suivants :

- Le lessivage, $E_0 = (S^0, 0, 0)$, qui existe toujours.
- d'extinction de x_2 , $E_1 = (\lambda_1, S^0 - \lambda_1, 0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$.
- d'extinction de x_1 , $E_2 = (\lambda_2, 0, S^0 - \lambda_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$

2.2.3 Stabilité locale des équilibres

Dans la suite, nous envisageons d'examiner la stabilité locale des points d'équilibre du système (2.4). Nous supposons que tous les points d'équilibre sont hyperboliques, c'est-à-dire que leur stabilité est déterminée par leur linéarisation.

- Pour l'équilibre de lessivage (E_0), la matrice jacobienne du système (2.4) est donnée par :

$$M(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -f_1(S^0) & -f_2(S^0) \\ 0 & f_1(S^0) - D & 0 \\ 0 & 0 & f_2(S^0) - D \end{bmatrix}$$

La structure triangulaire de cette matrice permet d'obtenir les valeurs propres sur la diagonale. Ainsi, l'équilibre (E_0) est localement exponentiellement stable si et seulement si $(f_1(S^0) < D)$ et $(f_2(S^0) < D)$, ce qui équivaut à $(\lambda_1 > S^0)$ et $(\lambda_2 > S^0)$.

- Supposons que l'équilibre (E_1) existe, c'est-à-dire $(\lambda_1 < S^0)$. À l'équilibre (E_1), la matrice jacobienne du système (2.4) est donnée par :

$$M(E_1) = \begin{bmatrix} -D - (S^0 - \lambda_1)f'_1(\lambda_1) & -D & -f_2(\lambda_1) \\ (S^0 - \lambda_1)f'_1(\lambda_1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(\lambda_1) - D \end{bmatrix}$$

Cette matrice est décomposée par blocs, où la sous-matrice 2×2 constituée par les deux premières lignes et les deux premières colonnes correspond à celle du modèle du chémostat simple pour l'équilibre de non-lessivage de l'espèce 1, dont les deux valeurs propres sont strictement négatives d'après l'étude précédent. L'autre valeur propre est $f_2(\lambda_1) - D$. Alors, l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable si et seulement si $f_2(\lambda) < D$, ce qui est équivalent à $\lambda_1 < \lambda_2$.

- De même manière, on peut facilement vérifier que l'équilibre E_2 , sous la condition d'existence $\lambda_2 < S^0$, est localement exponentiellement stable lorsque $\lambda_2 < \lambda_1$.

Le Tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité locale des équilibres de (2.4).

Cela nous permet de formuler un résultat mathématique sur l'exclusion compétitive à l'équilibre.

Équilibres	Existence	L.E.S
E_0	Toujours	$\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$
E_1	$\lambda_1 < S^0$	$\lambda_1 < \lambda_2$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$\lambda_2 < \lambda_1$

TABLE 2.3 – Existence et stabilité locale des équilibres du système (2.4).

Proposition 2.2. *[21]*

Supposons que (H1) et (H2) sont satisfaites. Lorsque les seuils de croissance $\lambda_i(D)$, $i = 1, 2$ sont distincts, alors on a :

- i) Si $\lambda_1 > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$, le lessivage E_0 est le seul équilibre du système (2.4), qui est localement exponentiellement stable.*
- ii) Si $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$, alors l'équilibre E_1 est localement exponentiellement stable, et les autres équilibres sont instables.*
- iii) Si $\lambda_2 < \lambda_1 < S^0$, alors l'équilibre E_2 est localement exponentiellement stable, et les autres équilibres sont instables.*

2.2.4 Le diagramme opératoire [8]

Comme nous l'avons mentionné précédemment, nous considérons le diagramme opératoire qui résume les différentes possibilités d'équilibres stables dans le plan opératoire (D, S^0) . Sur la Fig(2.2), on définit trois régions :

- ▷ Dans la région \mathcal{J}_1 , le lessivage E_0 est le seul équilibre du système puisque l'on a $f_1(S^0) < D$ et $f_2(S^0) < D$. De plus, cet équilibre est stable.

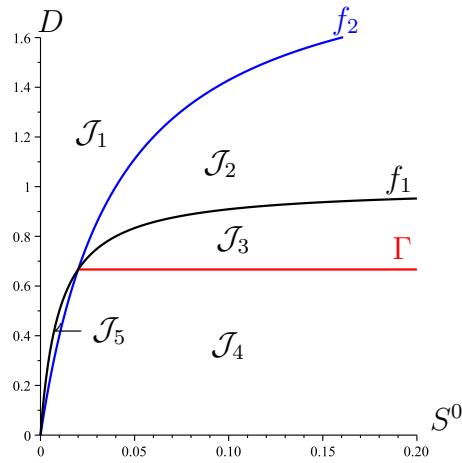


FIGURE 2.2 – Diagramme opératoire du système (2.4)

- ▷ Dans la région $\mathcal{J}_2 \cup \mathcal{J}_3$, E_2 est le seul équilibre stable puisque l'on a $\lambda_2(D) < \lambda_1(D)$ et lorsque E_1 existe, il est instable.
- ▷ Dans la région $\mathcal{J}_4 \cup \mathcal{J}_5$, E_1 est le seul équilibre stable puisque l'on a $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$.

Le tableau (2.4) montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0, E_1 et E_2 dans les régions du diagramme opératoire de la Fig(2.2).

Regions	E_0	E_1	E_2
\mathcal{J}_1	S		
\mathcal{J}_2	I		S
\mathcal{J}_3	I	I	S
\mathcal{J}_4	I	S	I
\mathcal{J}_5	I	S	

TABLE 2.4 – L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig(2.2).

Chapitre 3

La compétition dans le chémostat entre les organismes porteurs de plasmides et sans plasmides

3.1 Modèle du plasmide simple

La compétition entre les organismes porteurs de plasmides et ceux sans plasmides dans un chemostat, où les taux de dilution des deux populations sont égaux ($D_1 = D_2 = D$), est un domaine d'étude crucial en génie génétique et en biotechnologie. Cette compétition influence directement la production industrielle de produits spécifiques par des organismes génétiquement modifiés (OGM). Ce modèle, proposé à l'origine dans [22], s'écrit

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - \frac{1}{\gamma_1}x_1f_1(S(t)) - \frac{1}{\gamma_2}x_2f_2(S(t)) \\ x_1'(t) = x_1(f_1(S(t))(1 - q) - D) \\ x_2'(t) = x_2(f_2(S(t)) - D) + qx_1f_1(S(t)) \end{cases} \quad (3.1)$$

Avec $S(0) \geq 0$, $x_i(0) \geq 0$, $i = 1, 2$. Ici S désigne la concentration du substrat, x_i $i = 1, 2$, sont les concentrations des compétiteurs. $S^0 > 0$ est la concentration du substrat à l'entrée du chémostat, et $D > 0$ est le taux de dilution dans le chémostat. Les constantes γ_i , $i = 1, 2$, sont les coefficients de rendement. La probabilité qu'un plasmide soit perdu lors de la reproduction est représentée par q et donc $0 < q < 1$. Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, appelées aussi fonctions de réponse, représentent les taux de croissance des compétiteurs. En faisant le changement de

variables suivant :

$$x_1 = \frac{x_1}{\gamma_1} \quad x_2 = \frac{x_2}{\gamma_2}$$

le système (3.1) devient

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - x_1 f_1(S(t)) - x_2 f_2(S(t)) \\ x_1'(t) = x_1(f_1(S(t))(1 - q) - D) \\ x_2'(t) = x_2(f_2(S(t)) - D) + qx_1 f_1(S(t)) \\ s(0) \geq 0, \quad x_i(0) \geq 0, \quad i = 1, 2. \end{cases} \quad (3.2)$$

Les Théorèmes d'existence et d'unicité 1.1.1 s'appliquent, étant donné que l'on suppose que f_i possède des dérivée continues, assurant des dérivées partielles continues pour le second membre de (3.2).

Ce modèle a été étudié par Hsu et al. [13] dans le cas où les fonctions f_1 et f_2 sont tous les deux de type Monod, C'est-à-dire pour $S \geq 0$,

$$f_1(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S} \quad \text{et} \quad f_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S}, \quad (3.3)$$

où m_1, m_2 désignent les taux de croissance maximaux des concurrents; a_1, a_2 désignent les constantes de Michaelis-Menten (ou demi-saturation).

Ici, à l'exception des deux paramètres opératoires (ou de contrôle), qui sont le taux de dilution D et le substrat entrant S^0 , tous les autres paramètres sont des paramètres biologiques qui dépendent des organismes, des substrats considéré.

3.2 Hypothèses sur le modèle

Dans ce travail, nous considérons le modèle général (3.1) sans restreindre au cas particulier des fonctions de croissance f_i de type de Monod (3.3). Nous considérons des fonctions plus générales. Nous supposons seulement que les fonctions $f_i, i = 1, 2$ dans le système (3.1) sont de classe \mathcal{C}^1 satisfont les conditions suivantes :

(H1) :Pour chaque $i = 1, 2, f_i : \mathbb{R}_+ \longrightarrow \mathbb{R}_+$,

(H2) :Pour chaque $i = 1, 2, f_i$ est continument différentiable

(H3) : Pour chaque $i = 1, 2$, $f_i(0) = 0$ et $f'_i(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Cette fonction est appelée de type "Monod". La bornitude rend compte du fait que le microorganisme ne peut absorber plus qu'une certaine quantité de nutriment.

Ces hypothèses sont satisfaites notamment par les fonctions de croissance (3.3).

Lorsque l'équation $(1 - q)f_1(S) = D$ a une solution, elle est unique et nous définissons alors le seuil de rentabilité comme :

$$\lambda^*(D) = f_1^{-1}\left(\frac{D}{1-q}\right). \quad (3.4)$$

Si non, on met $\lambda^* = +\infty$. Lorsque l'équation $f_2(S) = D$ a une solution, elle est unique et nous définissons alors le seuil de rentabilité comme :

$$\lambda_2(D) = f_2^{-1}(D). \quad (3.5)$$

Sinon, on met $\lambda_2 = +\infty$.

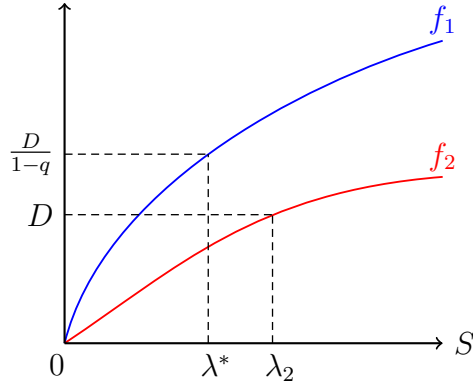


FIGURE 3.1 – Graphiques illustratifs des fonctions f_1 et f_2 et définitions des seuils de croissance λ^* et λ_2

Pour étudier le comportement asymptotique local du système (3.2), il est pratique d'utiliser le changement de variable $\Sigma = S^0 - S - x_1 - x_2$ qui révèle la structure en cascade. Écrit dans les variables (Σ, x_1, x_2) , system (3.2) devient

$$\begin{cases} \Sigma' &= -D\Sigma \\ x_1' &= [f_1(S^0 - \Sigma - x_1 - x_2)(1 - q) - D]x_1 \\ x_2' &= [f_2(S^0 - \Sigma - x_1 - x_2) - D]x_2 + qx_1f_1(S^0 - \Sigma - x_1 - x_2). \end{cases} \quad (3.6)$$

Ainsi, le système du troisième ordre (3.6) peut être réduit (pour la stabilité locale) au système bidimensionnel qui est simplement la projection sur le plan (x_1, x_2) ,

$$\begin{cases} x'_1 &= [f_1(S^0 - x_1 - x_2)(1 - q) - D]x_1 \\ x'_2 &= [f_2(S^0 - x_1 - x_2) - D]x_2 + qx_1f_1(S^0 - x_1 - x_2), \end{cases} \quad (3.7)$$

avec $\Sigma = S^0$.

3.2.1 Existence et stabilité des équilibres

Existence des points d'équilibre

Les équilibres du système (3.7) sont donnés par les solutions du système suivant :

$$\begin{cases} [f_1(S^0 - x_1 - x_2)(1 - q) - D]x_1 = 0 \\ [f_2(S^0 - x_1 - x_2) - D]x_2 + qx_1f_1(S^0 - x_1 - x_2) = 0 \end{cases} \quad (3.8)$$

Un équilibre existe si et seulement si toutes ses composantes sont positives. Cela prédit trois équilibres possibles, étiquetés ci-dessous :

- $E_0(x_1 = 0, x_2 = 0)$: le lessivage de deux espèces qui existe toujours.
- $E_2(x_1 = 0, x_2 > 0)$: où l'espèce x_1 est disparue tandis que l'espèce x_2 survit.
- $E_c(x_1 > 0, x_2 > 0)$: où les deux espèces sont maintenues.

L'existence des équilibres du système (3.7) est énoncée par le résultat suivant :

Proposition 3.1. *Supposons que (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Le système (3.7) admet les points d'équilibre suivants :*

- *l'équilibre de lessivage, $E_0 = (0, 0)$, d'extinction des deux organismes, qui existe toujours.*
- *L'équilibre impliquant des organismes sans plasmide mais aucun organisme porteur de plasmide, noté $E_2 = (0, S^0 - \lambda_2)$, qui existe si et seulement si $S^0 > \lambda_2$ avec λ_2 donné par (3.5).*
- *l'équilibre de coexistence, $E_c = (x_1^*, x_2^*)$, avec λ^* donné par (3.4), x_1^* et x_2^* donnés par*

$$x_1^* = \frac{(S^0 - \lambda^*)(D - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}, \quad x_2^* = \frac{q \frac{D}{1-q}(S^0 - \lambda^*)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}. \quad (3.9)$$

Cet équilibre existe si et seulement si $\lambda^(D) < \min(S^0, \lambda_2(D))$.*

Preuve 3.1. Les équilibres de (3.7) sont les solutions de l'ensemble de l'équation. (3.8).

- Si $x_1 = x_2 = 0$, on obtient l'équilibre de lessivage $E_0 = (0, 0)$, qui existe toujours.
- Si $x_1 = 0$ et $x_2 > 0$, alors à partir de la deuxième équation de (3.8), nous avons

$$f_2(S^0 - x_2) = D$$

ou de manière équivalente $S^0 - x_2 = \lambda_2$, où λ_2 est donné par (3.5). Ainsi, $x_2 = S^0 - \lambda_2$. On obtient l'équilibre $E_2(0, S^0 - \lambda_2)$, qui existe si et seulement si $x_2 > 0$, c'est-à-dire $\lambda_2 < S^0$.

- Si $x_1 > 0$ et $x_2 > 0$, alors à partir de la deuxième équation de (3.8), nous avons

$$x_1^* = \frac{(S^0 - \lambda^*)(D - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}. \quad (3.10)$$

et de la première équation, on obtient

$$x_2^* = S^0 - \lambda^* - x_1^*$$

Par conséquent x_1^* et x_2^* sont donnés par (3.9). D'où un équilibre strictement positif $E_c = (x_1^*, x_2^*)$. avec λ^* est défini comme la solution unique de $f_1(S) = \frac{D}{1-q}$.

- Pour E_c existe, les deux x_1^* et x_2^* ça doit être positif :

$$x_1^* = \frac{(S^0 - \lambda^*)(D - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} > 0.$$

$$x_2^* = \frac{\frac{qD}{1-q}(S^0 - \lambda^*)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} > 0.$$

- Pour $x_2^* > 0$, le numérateur de x_2^* est toujours positif, il faut prouver que le dénominateur est absolument positif :

$$x_2^* > 0 \iff f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*) > 0 \iff \frac{D}{1-q} > f_2(\lambda^*).$$

-
- Pour $x_1^* > 0$ on à x_1^* a le même dénominateur avec x_2^* , il faut prouver que le numérateur est absolument positif :

$$x_1^* > 0 \iff D - f_2(\lambda^*) > 0 \iff f_2(\lambda^*) < D.$$

si cette condition est vraie, on a aussi $f_2(\lambda^*) < D < \frac{D}{1-q}$ Nous avons donc prouvé que E_c existe si et seulement si

$$D - f_2(\lambda^*) > 0 \quad \text{et} \quad \lambda^* < S^0.$$

ou équivalent

$$\lambda_2 > \lambda^* \quad \text{et} \quad \lambda^* < S^0.$$

3.3 Stabilité asymptotique locale des équilibres

Dans cette section, nous étudions la stabilité locale de ces points de repos en trouvant les valeurs propres des matrices jacobienne associée. La matrice jacobienne M de l'équation (3.7) prend la forme

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

alors que

$$\begin{aligned} m_{11} &= f_1(S^0 - x_1 - x_2)(1 - q) - D - x_1 f_1'(S^0 - x_1 - x_2)(1 - q) \\ m_{12} &= -x_1 f_1'(S^0 - x_1 - x_2)(1 - q) \\ m_{21} &= -x_2 f_2'(S^0 - x_1 - x_2) + q f_1(S^0 - x_1 - x_2) - q x_1 f_1'(S^0 - x_1 - x_2) \\ m_{22} &= f_2(S^0 - x_1 - x_2) - D - x_2 f_2'(S^0 - x_1 - x_2) - q x_1 f_1'(S^0 - x_1 - x_2) \end{aligned}$$

La stabilité locale des équilibres du système (3.7) est donnée par le lemme suivant

Lemme 1. * E_0 est **L.E.S** si et seulement si $\lambda^* > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$. Dans ce cas E_2 et E_c n'existent pas.

* Si E_2 existe, alors il est **L.E.S** si et seulement si $\lambda_2 < \lambda^*$.

* Dès que l'équilibre strictement positif E_c existe, il est **L.E.S**.

Preuve 3.2. * La matrice jacobienne à l'équilibre $E_0 = (0, 0)$ est donné par :

$$M(E_0) = \begin{bmatrix} f_1(S^0)(1-q) - D & 0 \\ qf_1(S^0) & f_2(S^0) - D \end{bmatrix}$$

Les valeurs propres de $M(E_0)$ sont $f_1(S^0)(1-q) - D$ et $f_2(S^0) - D$.

Alors, l'équilibre E_0 est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$f_1(S^0)(1-q) - D < 0 \iff f_1(S^0) < \frac{D}{1-q} \iff f_1(S^0) < f_1(\lambda^*)$$

et

$$f_2(S^0) - D < 0 \iff f_2(S^0) < D \iff f_2(S^0) < f_2(\lambda_2) \iff S^0 < \lambda_2.$$

* Supposons que l'équilibre E_2 existe, c'est-à-dire $\lambda_2 < S^0$. À l'équilibre E_2 , la matrice $M(E_2)$ est égale à

$$M(E_2) = \begin{bmatrix} f_1(\lambda_2)(1-q) - D & 0 \\ -(S^0 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2) + qf_1(\lambda_2) & -(S^0 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2) \end{bmatrix}$$

Donc, à nouveau, les valeurs propres de $M(E_2)$ ne sont que les éléments diagonaux. Une valeur propre est négative. Alors, l'équilibre E_2 est **L.E.S** si et seulement si

$$f_1(\lambda_2)(1-q) - D < 0,$$

ce qui est équivalent à

$$f_1(\lambda_2) < f_1(\lambda^*)$$

c'est-à-dire, $\lambda_2 < \lambda^*$.

* À l'équilibre positif E_c , La matrice $M(E_c)$ définie par

$$M(E_c) = \begin{bmatrix} -x_1^*f_1'(\lambda^*)(1-q) & -x_1^*f_1'(\lambda^*)(1-q) \\ -x_2^*f_2'(\lambda^*) + qf_1(\lambda^*) - qx_1^*f_1'(\lambda^*) & f_2(\lambda^*) - D - x_2^*f_2'(\lambda^*) - qx_1^*f_1'(\lambda^*) \end{bmatrix}$$

Si nous effectuons une opération élémentaire sur la colonne de $M(E_c)$: remplacer la colonne 2 de $M(E_c)$ par la colonne 2 moins la colonne 1, pour

obtenir M_p , la matrice M_p à les mêmes déterminants que $M(E_c)$.

$$M_p = \begin{bmatrix} -x_1^* f_1'(\lambda^*)(1-q) & 0 \\ -x_2^* f_2'(\lambda^*) + q f_1(\lambda^*) - q x_1^* f_1'(\lambda^*) & f_2(\lambda^*) - D - q f_1'(\lambda^*) \end{bmatrix}$$

Comme

$$\text{trace}(M_p) = f_2(\lambda^*) - D - x_1^* f_1'(\lambda^*) - x_2^* f_2'(\lambda^*) < 0,$$

$$\det(M_p) = (-x_1^* f_1'(\lambda^*)(1-q))(f_2(\lambda^*) - D - q f_1'(\lambda^*)) > 0.$$

Alors les deux valeurs propres de $M(E_c)$ sont des parties réelles strictement négative. Par suite, l'équilibre E_c est **L.E.S**

Proposition 3.2. *Supposons que (H1) et (H2) sont satisfaites. Lorsque les seuils de croissance $\lambda^*(D)$ et $\lambda_2(D)$ sont distincts, alors on a ce qui suit :*

- i) *Si $\lambda^* > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$, le système possède un seul équilibre de lessivage $E_0(0, 0)$ qui est localement asymptotiquement stable.*
- ii) *Si $\lambda_2 < S^0 < \lambda^*$ le système possède un seul équilibres $E_2 = (0, S^0 - \lambda_2)$ qui est localement asymptotiquement stable.*
- iii) *Si $D > f_2(\lambda^*)$ et $\lambda^* < S^0$ le système possède un seul équilibre $E_c = (x_1^*, x_2^*)$, qui est localement asymptotiquement stable.*

Par la **proposition 3.2** et le **Lemme1**, on peut facilement obtenir le résultat suivant.

Proposition 3.3. *L'équilibre strictement positif E_c existe et est **L.E.S** si et seulement si E_2 existe et est instable.*

Le tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité locale des équilibres de (3.2)

Équilibres	Existence	L.E.S
E_0	Toujours	$\lambda^* > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$
E_2	$\lambda_2 < S^0$	$\lambda_2 < \lambda^*$
E_c	$D > f_2(\lambda^*)$ et $\lambda^* < S^0$	stable d'équilibre lorsqu'il existe

TABLE 3.1 – Existence et stabilité locale des équilibres du système (3.2).

3.4 Le diagramme opératoire

Maintenant, nous examinons le diagramme opératoire qui résume les différentes possibilités d'équilibres stables dans le plan opératoire (D, S^0) . Pour construire le diagramme opératoire du système, il faut calculer ces limites. Ces frontières sont définies par les formules (3.11), (3.12) et (3.14) ci-dessous.

Soit Γ_1 la courbe de l'équation $S^0 = \lambda^*(D)$:

$$\Gamma_1 := \{(S^0, D) : S^0 = \lambda^*(D)\} \quad (3.11)$$

D'après le Tableau (3.1), la courbe Γ_1 est la frontière pour laquelle E_c existe (la courbe en bleu sur la Figure (3.2)).

Soit Γ_2 la courbe de l'équation $S^0 = \lambda_2(D)$:

$$\Gamma_2 := \{(S^0, D) : S^0 = \lambda_2(D)\} \quad (3.12)$$

D'après le Tableau (3.1), la courbe Γ_2 est la frontière pour laquelle E_2 existe (la courbe en rouge sur la Figure (3.2)).

On note qu'à partir des définitions (4.3) et (4.4), Γ_1 et Γ_2 sont simplement les courbes d'équations

$$D = (1 - q)f_1(S^0) \quad \text{et} \quad D = f_2(S^0) \quad (3.13)$$

Pour simplifier, nous supposons que ces courbes se croisent une seule fois pour $S > 0$. Soit (\hat{S}, \hat{D}) soit le point d'intersection. La Ligne horizontale Γ_3 définie par

$$\Gamma_3 := \{(S^0, D) : D = \hat{D}, S^0 > \hat{S}\} \quad (3.14)$$

est la frontière à laquelle E_2 est stable (la ligne en noir sur la Figure (3.2))

Par conséquent, les courbes Γ_1 , Γ_2 et Γ_3 séparent le plan opératoire (D, S^0) en

TABLE 3.2 – Définitions des régions du diagramme opératoire

Region
$\mathcal{J}_1 = \{S^0 < \lambda^*(D) \text{ et } S^0 < \lambda_2(D)\}$
$\mathcal{J}_2 = \{(D, S^0)/S^0 > \lambda^*(D) \text{ et } \lambda_2 < \lambda^*\}$
$\mathcal{J}_3 = \{(D, S^0)/\lambda^* < \lambda_2 \text{ et } \lambda^*(D) < S^0 < \lambda_2(D)\}$
$\mathcal{J}_4 = \{(D, S^0)/\lambda^* < \lambda_2 \text{ et } \lambda^*(D) < \lambda_2(D) < S^0\}$

quatre régions distinctes, comme illustré sur la Fig (3.2) ci-dessous, étiquetées \mathcal{J}_1 , \mathcal{J}_2 , \mathcal{J}_3 , \mathcal{J}_4 et définis dans le tableau (3.2) et appelés ci-après les *régions du diagramme opératoire*.

- ▷ Dans la région \mathcal{J}_1 , le lessivage E_0 est le seul équilibre du système, cet équilibre est stable.
- ▷ Dans la région \mathcal{J}_2 , E_2 est le seul équilibre stable.
- ▷ Dans la région $\mathcal{J}_3 \cup \mathcal{J}_4$, E_c l'équilibre strictement positive est toujours **L.E.S**, et lorsque E_2 existe, il est instable.

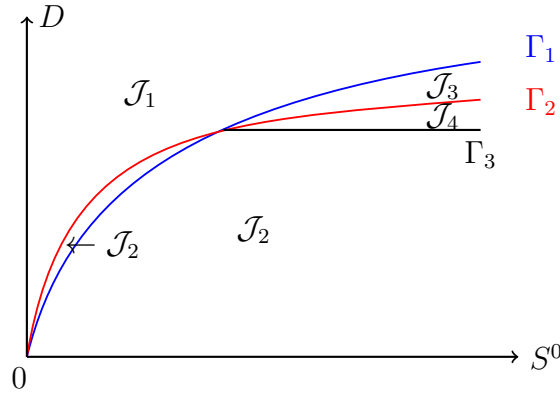


FIGURE 3.2 – Diagramme opératoire du système (3.2)

Le tableau (3.3) montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_2 et E_c dans les régions du diagramme opératoire de la Fig(3.2).

Regions	E_0	E_2	E_c
\mathcal{J}_1	S		
\mathcal{J}_2	I	S	
\mathcal{J}_3	I		S
\mathcal{J}_4	I	I	S

TABLE 3.3 – L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (3.2).

Chapitre 4

La compétition entre les organismes porteurs de plasmides et sans plasmides avec des taux de dilution différents

4.1 Modèle de plasmide avec des taux de dilution différents

Dans les populations bactériennes, les plasmides sont des éléments génétiques autonomes qui peuvent être échangés entre les cellules par des mécanismes tels que la conjugaison bactérienne, la transformation ou la transduction. Ces plasmides peuvent conférer à leurs porteurs divers avantages sélectifs, tels que la résistance aux antibiotiques, la capacité à métaboliser certains nutriments ou la production de toxines.

Le modèle de plasmide avec des taux différents dans un chémostat cherche à décrire mathématiquement la dynamique de la compétition entre les souches bactériennes portant différents types de plasmides dans un environnement de culture continue. Ce modèle prend en compte des paramètres tels que les taux de transfert de plasmides entre les cellules, les taux de répllication des plasmides dans les cellules hôtes et les avantages sélectifs associés à chaque type de plasmide [18].

Dans ce chapitre, nous considérons un modèle de compétition entre les organismes porteurs de plasmides et ceux sans plasmide dans un chémostat qui intègre à la fois

des fonctions de réponse générales et des taux de dilution différents. Le modèle prend la forme d'un système d'équations différentielles ordinaires non linéaires. De tels modèles sont pertinents pour la production commerciale d'organismes génétiquement modifiés en culture continue. Le modèle avec des taux de dilution identiques a été étudié dans chapitre 3. Cependant, il est important de considérer la situation plus générale dans laquelle les taux de dilution sont distincts. Les équations prennent la forme :

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - \frac{1}{\gamma_1}x_1f_1(S(t)) - \frac{1}{\gamma_2}x_2f_2(S(t)) \\ x_1'(t) = x_1(f_1(S(t))(1 - q) - D_1) \\ x_2'(t) = x_2(f_2(S(t)) - D_2) + qx_1f_1(S(t)) \\ s(0) \geq 0, \quad x_i(0) \geq 0, \quad i = 1, 2, \quad 0 < q < 1. \end{cases} \quad (4.1)$$

Les variables peuvent être mises à l'échelle en forme adimensionnelle. Cela sera fait tout au long de ce chapitre, mais nous présentons en détail l'échelonnement seulement ici. Nous mettons à l'échelle les variables dépendantes, les paramètres :

$$x_1 = \frac{x_1}{\gamma_1}, \quad x_2 = \frac{x_2}{\gamma_2}$$

Ensuite, en effectuant les changements et en supprimant tous les chapeaux, on obtient le système sous forme adimensionnelle.

$$\begin{cases} S'(t) = (S^0 - S(t))D - x_1f_1(S(t)) - x_2f_2(S(t)) \\ x_1'(t) = x_1(f_1(S(t))(1 - q) - D_1) \\ x_2'(t) = x_2(f_2(S(t)) - D_2) + qx_1f_1(S(t)) \\ s(0) \geq 0, \quad x_i(0) \geq 0, \quad i = 1, 2, \quad 0 < q < 1. \end{cases} \quad (4.2)$$

Les Théorèmes d'existence et d'unicité 1.1.1, s'appliquent, étant donné que l'on suppose que f_i possède des dérivées continues, assurant des dérivées partielles continues pour le second membre de (4.2).

A ce stade, nous ne ferons que hypothèses concernant la fonction f_i :

(H1) : Pour chaque $i = 1, 2$, $f_i : \mathbb{R}_+ \longrightarrow \mathbb{R}_+$,

(H2) : Pour chaque $i = 1, 2$, f_i est continument différentiable

(H3) : Pour chaque $i = 1, 2$, $f_i(0) = 0$ et $f_i'(S) > 0$ pour tout $S \geq 0$.

Cette fonction est appelée de type "Monod". La bornitude rend compte du fait que le microorganisme ne peut absorber plus qu'une certaine quantité de nutriment.

4.2 Existence des équilibres

On conviendra dans la suite des conditions et notations suivantes : les fonctions f_1 et f_2 dans (4.2), vérifient les conditions **(H1)**, **(H2)** et **(H3)**.

• Si l'équation $f_1(S) = \frac{D_1}{1-q}$ admet une solution, elle est unique et nous définissons alors le seuil de croissance λ^* comme suit :

$$\lambda^*(D_1) = f_1^{-1}\left(\frac{D_1}{1-q}\right), \text{ si } D_1 \in [0, (1-q)f_1(\infty)). \quad (4.3)$$

Si $D_1 \geq (1-q)f_1(\infty)$, on pose $\lambda^*(D_1) = \infty$.

• Si l'équation $f_2(S) = D_2$ admet une solution, elle est unique et nous définissons alors le seuil de croissance λ_2 comme suit :

$$\lambda_2(D_2) = f_2^{-1}(D_2), \text{ si } D_2 \in [0, f_2(\infty)). \quad (4.4)$$

Si $D_2 \geq f_2(\infty)$, on pose $\lambda_2(D_2) = \infty$.

4.2.1 Existence des points d'équilibre

L'existence des équilibres du système (4.2) est décrite par le résultat suivant :

Proposition 4.1. *Supposons que **(H1)**, **(H2)** et **(H3)** sont satisfaites. Le système (4.2) admet les points d'équilibre suivants :*

- L'équilibre de lessivage $E_0 = (S^0, 0, 0)$ d'extinction des deux organismes, qui existe toujours.
- L'équilibre impliquant des organismes sans plasmide mais aucun organisme porteur de plasmide, noté $E_2 = (\lambda_2(D_2), 0, x_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S^0$ avec $\lambda_2(D_2)$ est défini par (4.4) et $x_2 = \frac{D}{D_2}(S^0 - \lambda_2(D_2))$.
- L'équilibre de coexistence $E_c = (S^*, x_1^*, x_2^*)$, où $S^* = \lambda^*(D_1)$ est défini par (4.3) et

$$x_1^* = \frac{\frac{D}{D_1}(1-q)(D_2 - f_2(S^*))(S^0 - S^*)}{D_2 - (1-q)f_2(S^*)}, \quad x_2^* = \frac{qD(S^0 - S^*)}{D_2 - (1-q)f_2(S^*)}. \quad (4.5)$$

Cet équilibre existe si et seulement si $\lambda^*(D_1) < \min(S^0, \lambda_2(D_2))$.

Preuve 4.1. *Les équilibres du système (4.2) sont donnés par les solutions des équations*

$$\begin{cases} (S^0 - S)D - x_1(t)f_1(S) - x_2f_2(S) = 0 \\ x_1(f_1(S)(1 - q) - D_1) = 0 \\ x_2(f_2(S) - D_2) + qx_1f_1(S) = 0 \end{cases} \quad (4.6)$$

De la deuxième équation de (4.6), il s'ensuit que

$$x_1 = 0 \quad \text{ou} \quad f_1(S) = \frac{D_1}{1 - q}$$

On remplace $x_1 = 0$ dans la troisième équation nous trouvons :

$$x_2 = 0 \quad \text{ou} \quad f_2(S) = D_2$$

- Si $x_1 = x_2 = 0$, alors de la première équation de (4.6), nous déduisons que $S = S^0$. C'est l'équilibre de lessivage :

$$E_0 = (S^0, 0, 0).$$

Cet équilibre existe toujours.

- Si $x_1 = 0$ et $f_2(S) = D_2$, alors de la première équation, on obtient $x_2 = \frac{(S^0 - S)D}{D_2}$. C'est l'équilibre d'extinction de x_1 :

$$E_2 = (\lambda_2, 0, \frac{(S^0 - \lambda_2)D}{D_2})$$

et λ_2 est défini comme l'unique solution de $f_2(S) = D_2$. Cet équilibre existe si et seulement si $x_2 = \frac{(S^0 - \lambda_2)D}{D_2} > 0$, c'est-à-dire $\lambda_2 < S^0$.

- Si $x_1 > 0$ et $x_2 > 0$, le point d'équilibre strictement positif :

$$E_c = (\lambda^*, x_1^*, x_2^*)$$

avec λ^* est défini comme la solution unique de $f_1(S) = \frac{D_1}{1 - q}$

Nous supposons que $x_i^* > 0$ pour $i = 1, 2$.

$$\begin{cases} (S^0 - S^*)D - f_1(S^*)x_1^* - f_2(S^*)x_2^* = 0 \\ [f_2(S^*) - D_2]x_2^* + qf_1(S^*)x_1^* = 0 \end{cases} \quad (4.7)$$

alors

$$x_1^* = \frac{\frac{D}{D_1}(1-q)(D_2 - f_2(\lambda^*))(S^0 - \lambda^*)}{D_2 - (1-q)f_2(\lambda^*)} \quad (4.8)$$

$$x_2^* = \frac{qD(S^0 - \lambda^*)}{D_2 - (1-q)f_2(\lambda^*)} \quad (4.9)$$

Nous étudions maintenant les conditions d'existence de l'équilibre strictement positif E_c . Nous notons d'abord que.

$$\begin{aligned} S' + x_1' + x_2' &= 0 \\ (S^0 - S)D - x_1D_1 - x_2D_2 &= 0 \\ (S^0 - S)D &= x_1D_1 + x_2D_2 \\ (S^0 - S)D &= x_1(D + \varepsilon_1) + x_2(D + \varepsilon_2) > 0 \\ S^0 - S > 0 &\Leftrightarrow S^0 - \lambda^* > 0 \Leftrightarrow S^0 > \lambda^*. \end{aligned}$$

- Pour E_c existe, les deux x_1^* et x_2^* ça doit être positif :

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{\frac{D}{D_1}(1-q)(D_2 - f_2(\lambda^*))(S^0 - \lambda^*)}{D_2 - (1-q)f_2(\lambda^*)} > 0 \\ x_2^* &= \frac{qD(S^0 - \lambda^*)}{D_2 - (1-q)f_2(\lambda^*)} > 0 \end{aligned}$$

- Pour $x_2^* > 0$, le numérateur de x_2^* est toujours positif, il faut prouver que le dénominateur est absolument positif :

$$x_2^* > 0 \iff D_2 - (1-q)f_2(\lambda^*) > 0 \iff \frac{D_2}{1-q} > f_2(\lambda^*)$$

- Pour $x_1^* > 0$, on à x_1^* a le même dénominateur avec x_2^* il faut prouver que le numérateur est absolument positif :

$$x_1^* > 0 \iff D_2 - f_2(\lambda^*) > 0 \iff f_2(\lambda^*) < D_2$$

Si cette condition est vraie, on a aussi $f_2(\lambda^*) < D_2 < \frac{D_2}{1-q}$.

Nous avons donc prouvé que E_c existe si et seulement si

$$\lambda^* < S^0 \quad \text{et} \quad D_2 - f_2(\lambda^*) > 0$$

ou équivalent

$$\lambda^* < S^0 \quad \text{et} \quad \lambda^* < \lambda_2$$

4.3 Stabilité asymptotique locale des équilibres

Dans la suite, on se propose d'étudier la stabilité asymptotique locale des points d'équilibre du système (4.2). Nous supposons alors que tous les points d'équilibre sont hyperboliques, c'est-à-dire, que leur stabilité est déterminée par linéarisation en trouvant les valeurs propres des matrices jacobienes associées.

La stabilité locale des équilibres du système (4.2) est donnée par les deux lemmes suivants

Lemme 2.

* E_0 est **L.E.S** si et seulement si $S^0 < \lambda^*(D_1)$ et $S^0 < \lambda_2(D_2)$.

* Si E_2 existe, alors il est **L.E.S** si et seulement si $\lambda_2(D_2) < \lambda^*(D_1)$.

Preuve 4.2. La matrice jacobienne de (4.2) prend la forme :

$$M = \begin{bmatrix} -D - f_1'(S)x_1 - f_2'(S)x_2 & -f_1(S) & -f_2(S) \\ x_1(1-q)f_1'(S) & (1-q)f_1(S) - D_1 & 0 \\ f_2'(S)x_2 + qx_1f_1'(S) & qf_1(S) & f_2(S) - D_2 \end{bmatrix}$$

* À l'équilibre $E_0 = (S^0, 0, 0)$, La matrice M_{E_0} est égale à :

$$M_{E_0} = \begin{bmatrix} -D & -f_1(S^0) & -f_2(S^0) \\ 0 & (1-q)f_1(S^0) - D_1 & 0 \\ 0 & qf_1(S^0) & f_2(S^0) - D_2 \end{bmatrix}$$

Les valeurs propres de M_{E_0} sont les éléments diagonaux, une valeur propre est strictement négative. Alors, l'équilibre E_0 est **L.E.S** si et seulement si

i) $\lambda_a = -D$ est une valeur propre strictement négative.

$$\begin{aligned}
ii) \quad \lambda_b &= (1 - q)f_1(S^0) - D_1 < 0 \\
&\iff f_1(S^0) < \frac{D_1}{1 - q} = f_1(\lambda^*) \\
&\iff f_1(S^0) < f_1(\lambda^*) \\
&\iff S^0 < \lambda^*.
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
iii) \quad \lambda_c &= f_2(S^0) - D_2 < 0 \\
&\iff f_2(S^0) < D_2 \\
&\iff f_2(S^0) < f_2(\lambda_2) \\
&\iff S^0 < \lambda_2.
\end{aligned}$$

* Supposons que l'équilibre E_2 existe, c'est-à-dire $\lambda_2(D_2) < S^0$. À l'équilibre E_2 , la matrice M_{E_2} est égale à :

$$M_{E_2} = \begin{bmatrix} -D - \frac{D}{D_2}(S^0 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2) & -f_1(\lambda_2) & -f_2(\lambda_2) \\ 0 & (1 - q)f_1(\lambda_2) - D_1 & 0 \\ \frac{D}{D_2}(S^0 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2) & qf_1(\lambda_2) & 0 \end{bmatrix}$$

Le polynôme caractéristique est donné par

$$P(\lambda) = [\lambda - (1 - q)f_1(\lambda_2) + D_1] [\lambda^2 + B\lambda + C]. \quad (4.10)$$

avec

$$B = D + \frac{D}{D_2}(S^0 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2), \quad C = (S^0 - \lambda_2)f_2'(\lambda_2).$$

Puisque $B > 0$ et $C > 0$, les parties réelles des racines de l'équation quadratique $\lambda^2 + B\lambda + C = 0$ sont négatives. Par conséquent, les parties réelles des valeurs propres de (4.10) sont négatives si et seulement si

$$(1 - q)f_1(\lambda_2) - D_1 < 0$$

ou de manière équivalente

$$\lambda_2 < \lambda^*.$$

Par l'existence des équilibre et le Lemme(2), on obtient facilement le résultat suivant

Proposition 4.2. *L'équilibre strictement positif E_c existe si et seulement si E_2 existe et est instable.*

La stabilité locale de l'équilibre positif E_c est donnée par le lemme suivant

Lemme 3. *Supposons que l'équilibre strictement positif E_c du système (4.2) existe. Alors il est **L.E.S** si et seulement si*

$$F(S^0, D) = (a_1 + c_3)(a_1c_3 + a_3c_1) + a_1a_2b_1 - a_2b_3c_1 > 0. \quad (4.11)$$

avec a_i, b_i et c_i sont définis par

$$\begin{aligned} a_1 &= D + f'_1(S^*)x_1^* + f'_2(S^*)x_2^*, \\ a_2 &= (1 - q)f'_1(S^*)x_1^*, \quad a_3 = f'_2(S^*)x_2^* + qf'_1(S^*)x_1^*, \\ b_1 &= \frac{D_1}{1-q}, \quad b_3 = \frac{qD_1}{1-q}, \quad c_1 = f_2(S^*), \quad c_3 = D_2 - f_2(S^*). \end{aligned} \quad (4.12)$$

où $S^* = \lambda^*(D_1)$ et x_1^*, x_2^* sont donnés par (4.5).

Preuve 4.3. À l'équilibre strictement positif E_c , la matrice M_{E_c} définie par :

$$M_{E_c} = \begin{bmatrix} -D - f'_1(\lambda^*)x_1^* - f'_2(\lambda^*)x_2^* & -f_1(\lambda^*) & -f_2(\lambda^*) \\ (1 - q)f'_1(\lambda^*)x_1^* & 0 & 0 \\ f'_2(\lambda^*)x_2^* + qf'_1(\lambda^*)x_1^* & qf_1(\lambda^*) & f_2(\lambda^*) - D_2 \end{bmatrix}$$

Nous désignons cette matrice par :

$$M_{E_c} = \begin{bmatrix} -a_1 & -b_1 & -c_1 \\ a_2 & 0 & 0 \\ a_3 & b_3 & -c_3 \end{bmatrix}.$$

Avec a_i, b_i et c_i sont définis par (4.12). Il est clair que $a_i > 0, b_i > 0$ et $c_i > 0$ pour $i = 1, 2, 3$. Le polynôme caractéristique de M_{E_c} s'écrit :

$$\lambda^3 + (a_1 + c_3)\lambda^2 + (a_1c_3 + a_3c_1 + a_2b_1)\lambda + a_2(b_1c_3 + b_3c_1) = 0. \quad (4.13)$$

Avec

$$a_1 + c_3 > 0, \quad a_1c_3 + a_3c_1 + a_2b_1 > 0 \quad \text{et} \quad a_2(b_1c_3 + b_3c_1) > 0$$

Alors d'après le critère de Routh-Hurwitz on à :

E_c est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$(a_1 + c_3)(a_1c_3 + a_3c_1 + a_2b_1) > a_2b_1c_3 + a_2b_3c_1$$

Cette dernière inégalité est équivalente à

$$\begin{aligned}
& [D + f'_1(\lambda^*)x_1^* + f'_2(\lambda^*)x_2^*]^2[D_2 - f_2(\lambda^*)] + \\
& [D + f'_1(\lambda^*)x_1^* + f'_2(\lambda^*)x_2^*][f'_2(\lambda^*)x_2^* + qf'(\lambda^*)x_1^*][f_2(\lambda^*)] + \\
& [D + f'_1(\lambda^*)x_1^* + f'_2(\lambda^*)x_2^*][(1 - q)f'_1(\lambda^*)x_1^*][f_1(\lambda^*)] + \\
& [D + f'_1(\lambda^*)x_1^* + f'_2(\lambda^*)x_2^*][D_2 - f_2(\lambda^*)]^2 + \\
& [f'_2(\lambda^*)x_2^* + qf'(\lambda^*)x_1^*][f_2(\lambda^*)][D_2 - f_2(\lambda^*)] > \\
& [(1 - q)f'_1(\lambda^*)x_1^*][qf_1(\lambda^*)][f_2(\lambda^*)]
\end{aligned}$$

C'est-à-dire (4.11) satisfaite.

Proposition 4.3. *Supposons que (H1), (H2) et (H3) sont satisfaites. Lorsque les seuils de croissance $\lambda^*(D)$ et $\lambda_2(D)$ sont distincts, alors on a ce qui suit :*

- * Si $\lambda^* > S^0$ et $\lambda_2 > S^0$, alors E_0 existe et localement asymptotiquement stable.
- * Si $\lambda_2 < S^0$, et $\lambda^* > \lambda_2$, alors seulement E_0 et E_2 existe, E_0 est instable et E_2 est localement asymptotiquement stable.
- * Si $\lambda^* < S^0$ et $\lambda_2 > S^0$ alors E_0 et E_c existent (peut être stable) et E_0 est instable.
- * Si $\lambda^* < \lambda_2 < S^0$, alors E_0 , E_2 et E_c existent, et E_0 et E_2 sont instables.

Le Tableau suivant résume tous les résultats sur l'existence et la stabilité asymptotique locale des équilibres de système (4.2).

Équilibres	Existence	L.E.S
E_0	Toujours	$S^0 < \lambda^*(D_1)$ et $S^0 < \lambda_2(D_2)$
E_2	$\lambda_2(D_2) < S^0$	$\lambda_2(D_2) < \lambda^*(D_1)$
E_c	$\lambda^*(D_1) < S^0$ et $\lambda^* < \lambda_2$	$F(S^0, D) > 0$

TABLE 4.1 – Existence et stabilité locale des équilibres du système (4.2).

4.4 Construction du diagramme opératoire

L'effet des conditions opératoires sur le comportement asymptotique du système peut être résumé à l'aide du diagramme opératoire. Le diagramme opératoire comporte les paramètres opératoires D et S^0 comme ses coordonnées et les

différentes régions qui y sont définies correspondent à des dynamiques qualitativement différentes. Nous allons déterminer les régions d'existence et de stabilité dans le plan opératoire (D, S^0) , voir Fig (4.1). Les délimitations des régions dans le diagramme opératoire sont les endroits où se produisent des bifurcations. Pour construire le diagramme opératoire du système, il faut calculer ces limites. Ces frontières sont définies par les formules (4.14), (4.15), (4.17) et (4.18) ci-dessous.

Soit Γ_1 la courbe de l'équation $S^0 = \lambda^*(D + \varepsilon_1)$:

$$\Gamma_1 := \{(S^0, D) : S^0 = \lambda^*(D + \varepsilon_1)\} \quad (4.14)$$

D'après le Tableau (4.1), la courbe Γ_1 est la frontière pour laquelle E_c existe (la courbe en bleu sur la Figure (4.1)).

Soit Γ_2 la courbe de l'équation $S^0 = \lambda_2(D + \varepsilon_2)$:

$$\Gamma_2 := \{(S^0, D) : S^0 = \lambda_2(D + \varepsilon_2)\} \quad (4.15)$$

D'après le Tableau (4.1), la courbe Γ_2 est la frontière pour laquelle E_2 existe (la courbe en noir sur la Figure (4.1)).

On note qu'à partir des définitions (4.3) et (4.4), Γ_1 et Γ_2 sont simplement les courbes d'équations

$$D = (1 - q)f_1(S^0) - \varepsilon_1 \quad \text{et} \quad D = f_2(S^0) - \varepsilon_2 \quad (4.16)$$

Pour simplifier, nous supposons que ces courbes se croisent une seule fois pour $S > 0$. Soit (\hat{S}, \hat{D}) soit le point d'intersection. La Ligne horizontale Γ_3 définie par

$$\Gamma_3 := \{(S^0, D) : D = \hat{D}, S^0 > \hat{S}\} \quad (4.17)$$

est la frontière à laquelle E_2 est stable (la ligne en rouge sur la Figure 4.1). La courbe

$$\Gamma_4 := \{(S^0, D) : F(S^0, D) = 0\} \quad (4.18)$$

est la frontière à laquelle E_c est stable (la courbe en vert sur la Figure (4.1)). Les courbes Γ_1 et Γ_3 sont les frontières pour lesquelles E_0 et E_2 sont instables et en même temps E_c existe (les courbes en bleu et en rouge sur la Figure (4.1)).

Par conséquent, les courbes $\Gamma_1, \Gamma_2, \Gamma_3$ et Γ_4 séparent le plan opératoire (D, S^0) au plus en six régions distinctes, comme illustré sur la Fig (4.1) ci-dessous, étiquetées $\mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2, \mathcal{J}_3^S, \mathcal{J}_3^I, \mathcal{J}_4^S$ et \mathcal{J}_4^I et définis dans le tableau (4.2) et appelés ci-après les *régions du diagramme opératoire*.

TABLE 4.2 – Définitions des régions du diagramme opératoire

Region
$\mathcal{J}_1 = \{S^0 < \min(\lambda^*(D_1), \lambda_2(D_2))\}$
$\mathcal{J}_2 = \{S^0 > \lambda_2(D_2) \text{ et } \lambda_2(D_2) < \lambda^*(D_1)\}$
$\mathcal{J}_3^S = \{\lambda_2(D_2) \geq S^0 > \lambda^*(D_1) \text{ et } F(D, S^0) > 0\}$
$\mathcal{J}_3^I = \{\lambda_2(D_2) \geq S^0 > \lambda^*(D_1) \text{ et } F(D, S^0) < 0\}$
$\mathcal{J}_4^S = \{S^0 > \lambda_2(D_2) > \lambda^*(D_1) \text{ et } F(D, S^0) > 0\}$
$\mathcal{J}_4^I = \{S^0 > \lambda_2(D_2) > \lambda^*(D_1) \text{ et } F(D, S^0) < 0\}$

- ▷ Dans la région \mathcal{J}_1 , où $S^0 < \lambda^*(D_1)$ et $S^0 < \lambda_2(D_2)$, le seul équilibre est E_0 , et il est stable. Cela signifie que si le système est perturbé légèrement autour de cet équilibre, il retournera vers E_0 avec le temps.
- ▷ Dans la région \mathcal{J}_2 , où $S^0 > \lambda_2(D_2)$ et $\lambda_2 < \lambda^*$, le seul équilibre stable est E_2 . De même, dans cette région, si le système est perturbé, il retournera vers E_2 .
- ▷ Maintenant, dans la région $\mathcal{J}^S = \mathcal{J}_3^S \cup \mathcal{J}_4^S$, l'équilibre strictement positif E_c est toujours stable. Cependant, si E_2 existe dans cette région, il est instable.
- ▷ Dans la région $\mathcal{J}^I = \mathcal{J}_3^I \cup \mathcal{J}_4^I$ d'instabilité de E_c définie par (4.18), l'équilibre strictement positif E_c est toujours instable. Cependant, si E_2 existe dans cette région, il est instable.

Notons que pour tracer les diagrammes opératoires, on doit choisir les fonctions f_i , $i = 1, 2$, et fixer les valeurs des paramètres biologiques. Nous illustrons cela dans la section suivante pour divers exemples.

4.5 Exemples

Dans cette section, nous considérons le modèle général (4.2) avec des fonctions de croissance f_i , $i = 1, 2$, de Monod

$$f_i(S) = \frac{m_i S}{(a_i + S)}, \quad i = 1, 2. \quad (4.19)$$

Nous allons montrer l'utilité de nos résultats sur la construction du diagramme opératoire correspondant à un ensemble de paramètres biologiques rencontrés dans

la littérature, en particulier ceux qui sont considérés dans [5], [6], [7] et [20]. Nous considérons également un ensemble de paramètres biologiques qui ne sont pas tirés de la littérature existante, et qui sont choisis en raison de leurs propriétés intéressantes. Nous limitons notre attention à (4.2) où f_i , $i = 1, 2$ sont donnés par (4.19). Dans ce cas, les seuils de croissance $\lambda^*(D)$ et $\lambda_2(D)$ définis par (4.3) et (4.4) sont donnés explicitement par :

$$\lambda^*(D) = \frac{a_1(D + \varepsilon_1)}{m_1(1 - q) - D - \varepsilon_1} \quad \text{et} \quad \lambda_2(D) = \frac{a_2(D + \varepsilon_2)}{m_2 - D - \varepsilon_2}. \quad (4.20)$$

D'autre part, la solution \hat{D} de l'équation $\lambda^*(D) = \lambda_2(D)$ est simplement la solution positive de l'équation quadratique :

$$a_1(D + \varepsilon_1)[m_2 - D - \varepsilon_2] = a_2(D + \varepsilon_2)(m_1(1 - q) - D - \varepsilon_1). \quad (4.21)$$

Si nous voulons tracer le diagramme opératoire, nous devons fixer les valeurs des paramètres biologiques. Pour les simulations numériques, nous allons utiliser les valeurs nominales du Tableau (4.3).

Paramètres	m_1	m_2	a_1	a_2	q	ε_1	ε_2
Cas (a)	15	4.5	2	0.1	0.58	4	4
Cas (b)	1.5	2.5	1.2	4	0.2	3	3

TABLE 4.3 – Les valeurs des paramètres pour les Figs (4.1) et (4.2).

4.5.1 Diagramme opératoire : Les courbes Γ_2 et Γ_4 ne se coupent pas

Ce cas correspond aux valeurs des paramètres données dans le Tableau 4.3, Cas (a). Nous voyons dans le tableau (4.2) que les courbes Γ_1 et Γ_2 du diagramme opératoire, données par (4.14) et (4.15), sont les frontières pour lesquelles E_c et E_2 existent, respectivement. En plus de ces courbes, nous traçons aussi sur le diagramme opératoire de la Fig. 4.1, la courbe Γ_3 . D'après le Tableau 4.2, la région d'existence de E_c existe entre les courbes Γ_1 et Γ_3 , c'est à dire la régions $\mathcal{J}_3 \cup \mathcal{J}_4$ (voir Fig (4.1)). Dans ce cas E_c n'est pas nécessairement stable et la sous-région $\mathcal{J}_3^I \subset \mathcal{J}_3$ peut apparaître, sur lesquelles E_c est instable, pour plus de simplicité,

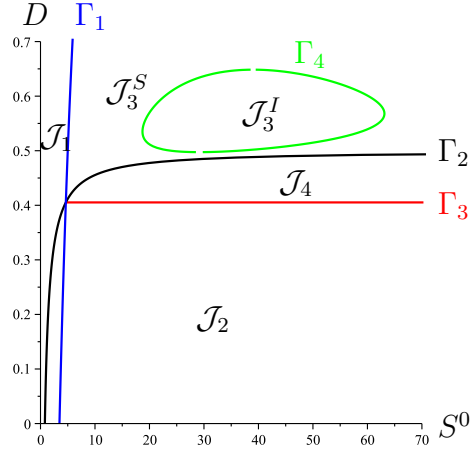


FIGURE 4.1 – Diagramme opératoire :
Les courbes Γ_2 et Γ_4 ne se coupent pas

Regions	E_0	E_2	E_c
\mathcal{J}_1	S		
\mathcal{J}_2	I	S	
\mathcal{J}_3^S	I		S
\mathcal{J}_3^I	I		I
\mathcal{J}_4	I	I	S

TABLE 4.4 – L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (4.1).

nous désignons par \mathcal{J}_3^S , le complément de \mathcal{J}_3^I dans la région \mathcal{J}_3 , voir les Figs (4.1) et 4.2. Notons que l'équation $F(S^0, D) = 0$ définit une courbe fermée Γ_4 dans le plan opératoire (D, S^0) .

Par conséquent, les courbes Γ_1 , Γ_2 , Γ_3 et Γ_4 séparent le plan opératoire (D, S^0) au plus en cinq régions distinctes, comme illustré sur la Fig. (4.1), étiquetées \mathcal{J}_1 , \mathcal{J}_2 , \mathcal{J}_3^S , \mathcal{J}_3^I et \mathcal{J}_4 . Le diagramme opératoire est illustré dans la Fig (4.1). D'après le Tableau (4.4), on déduit le résultat suivant :

Proposition 4.4. *Le Tableau (4.4) montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_2 et E_c dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (4.1).*

4.5.2 Diagramme opératoire : Les courbes Γ_2 et Γ_4 se coupent

Ce cas correspond aux valeurs des paramètres indiquées dans le Tableau (4.3), Cas (b). Dans ce cas, la courbe Γ_4 peut couper la courbe Γ_2 , comme sur la figure (4.2). Elle définit alors la sous-région $\mathcal{J}_4^I \subset \mathcal{J}_4$. Pour plus de simplicité, nous désignons par \mathcal{J}_4^S , le complément de \mathcal{J}_4^I dans la région \mathcal{J}_4 , voir Fig. (4.2). Avec ces notations, E_c est instable dans la sous-région délimitée $\mathcal{J}_3^I \cup \mathcal{J}_4^I$ d'existence de E_c , et stable dans sa région complémentaire $\mathcal{J}_3^S \cup \mathcal{J}_4^S$.

Dans ce cas, les courbes Γ_1 , Γ_2 , Γ_3 et Γ_4 séparent le plan opératoire (D, S^0) en six régions distinctes, comme illustré sur la Fig. 4.2, étiquetées \mathcal{J}_1 , \mathcal{J}_2 , \mathcal{J}_3^S , \mathcal{J}_3^I , \mathcal{J}_4^S et \mathcal{J}_4^I . Le diagramme opératoire est illustré à la Fig. (4.2). D'après le Tableau 4.5, on déduit le résultat suivant :

Proposition 4.5. *Le Tableau 4.5 montre l'existence et la stabilité des équilibres E_0 , E_2 et E_c dans les régions du diagramme opératoire de la Fig. (4.2).*

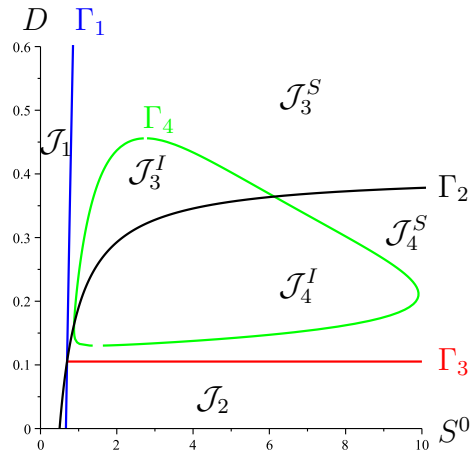


FIGURE 4.2 – Diagramme opératoire :
Les courbes Γ_2 et Γ_4 se coupent

Regions	E_0	E_2	E_c
\mathcal{J}_1	S		
\mathcal{J}_2	I	S	
\mathcal{J}_3^S	I		S
\mathcal{J}_3^I	I		I
\mathcal{J}_4^S	I	I	S
\mathcal{J}_4^I	I	I	I

TABLE 4.5 – L'existence et stabilité des équilibres dans les régions du diagramme opératoire de la Fig (4.2).

Conclusion

Dans ce mémoire s'attache à l'étude sur la modélisation et l'analyse mathématiques des chémostats. Les étapes de notre recherche ont été suivantes :

D'abord, nous avons fait l'étude sur un seul substrat dans un chémostat. En suite, Nous allons étudier un modèle de compétition entre les organismes porteurs de plasmides et ceux sans plasmides dans un chémostat en utilisant les fonctions de croissance de type de Monod, nous donnons une analyse complète de l'existence et de la stabilité locale de tous les équilibres du modèle dans le cas de différents taux de prélèvement. Dans ce cas, la loi de conservation échoue. Le diagramme opératoire dans (D, S^0) et la description des différentes régions définies par lui. Donnant le comportement asymptotique du modèle vis-à-vis des paramètres opératoires est également présenté. Pour comprendre les modèles du point de vue mathématique et biologique, et est souvent construit dans la littérature.

Bibliographie

- [1] J. F. Andrews, A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibitory substrates, *Biotechnology and Bioengineering*, **10** (1968), 707–723.
- [2] G. E. Briggs and J. B. S. Haldane, A note on the kinetics of enzyme action, *Biochemical journal*, **19** :338 (1925).
- [3] J. Monod, Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. (1942).
- [4] G. J. Butler and G. S. K. Wolkowicz, A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutrient uptake, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **45** (1985), 138-151.
- [5] M. Dellal and B. Bar, Global analysis of a model of competition in the chemostat with internal inhibitor, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-series B*, **26** (2021), 1129-1148.
- [6] M. Dellal, B. Bar and M. Lakrib, A competition model in the chemostat with allelopathy and substrate inhibition, *Discrete and Continuous Dynamical Systems-series B*, **27** (2022), 2025-2050.
- [7] M. Dellal, M. Lakrib and T. Sari, The operating diagram of a model of two competitors in a chemostat with an external inhibitor, *Mathematical Biosciences*, **302** (2018), 27-45.
- [8] M. Dellal, Sur certains modèles mathématiques en biologie : l’inhibition et la compétition dans le chemostat, Thèse de doctorat en science, Université Djillali Liabès, Sidi Bel Abbès, 2019.
- [9] J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari, *The chemostat : Mathematical Theory of Microorganism Cultures*, Wiley-ISTE, 2017.

-
- [10] J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari, The chemostat : Mathematical Theory of Microorganism Cultures., Wiley-ISTE, 2017.
- [11] S. B. Hsu, S. Hubbell and P. Waltman, A mathematical theory for single-nutrient competition in continuous cultures of micro-organisms, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **32** (1977), 366–383.
- [12] S. B. Hsu, Limiting behaviour for competing species, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **34** (1978), 760-763.
- [13] S. B. Hsu and P. Waltman, A survey of mathematical models of competition with an inhibitor, *Mathematical Biosciences*, **187** (2004), 53-91.
- [14] Z. KHEDIM, Contribution à la modélisation et au contrôle des systèmes de digestion anaérobie, Thèse de doctorat, Université Aboubekr Belkaid de Tlemcen, 2018.
- [15] J. R. Lobry. Re-evaluation du modele de croissance de monod. Effet des antibiotiques sur l'énergie de maintenance. PhD thesis, Université Claude Bernard-Lyon I, 1991.
- [16] L. Michaelis, M. L. Menten, et al. Die kinetik der invertinwirkung. *Biochem. z.*, 49(333-369) :352, 1913.
- [17] J. Monod, La technique de culture continue : théorie et applications, *Annales de l'Institut Pasteur*, **79** (1950), 390-410.
- [18] R. P. Novick, Plasmid incompatibility, *Microbiological Reviews*, **51**, (1987), 381-395.
- [19] S. Pavlou, Computing operating diagrams of bioreactors, *Journal of biotechnology*, **71**, (1999), 7-16
- [20] T. Sari, M. Dellal, A model of plasmid-bearing, plasmid-free competition in a chemostat, *the African Conference on Research in Computer Science and Applied Mathematics*, CARI (2024).
- [21] H. L. Smith and P. Waltman, *The Theory of the Chemostat : Dynamics of Microbial Competition*, Cambridge University Press, Cambridge, (1995).
- [22] G. Stephanopoulos et Lapidus, Competition in a chemostat between plasmid-bearing and plasmid-free organisms, *Biotechnology and Bioengineering*, **32**, (1988), 999-1008.