

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République algérienne démocratique et populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique
جامعة عين تموشنت بلحاج بوشعيب
Université –Ain Temouchent- Belhadj Bouchaib
Faculté des Sciences et de Technologie
Département des Mathématiques et Informatiques



Projet de Fin d'Etudes
Pour l'obtention du diplôme de Master en :
Domaine : Mathématiques et Informatique
Filière : mathématiques
Spécialité : équations différentielles et modélisation
Thème

La modélisation mathématiques dans un Chémostat

Présenté Par :

1) Melle Gherbi Nerdjes

Devant le jury composé de :

Dr Bennafla Djamila	M C B	Université d'Ain Temouchent	Présidente
Dr Gaouar Soumia	M C B	Université d'Ain Temouchent	Examinatrice
Dr Hellal Meryem	M C A	Université d'Ain Temouchent	Encadrante

Année Universitaire 2022/2023

Remerciements

Premièrement, je vais remercier mon dieu **Allah** qui m'a donnée la volonté et le courage pour réaliser ce travail et le finir.

Ensuite, je vais remercier ma encadreuse **Dr Hellal Meryem** de m'avoir suggérée ce sujet et qui a été toujours disponible pour me soutenir et m'aider depuis le début de mon travail, ses critiques et ses conseils m'ont poussée à compléter et maîtriser mon mémoire. j'ai le grand honneur de travailler avec elle.

Enfin, j'adresse mes sincères remerciements à **Dr Bennafla** et **Dr Gaouar** les membres de jury d'avoir accepté de lire et évaluer ce travail.

Dédicace

Un grand merci à la plus belle des mamans à la seule personne au monde qui a été toujours avec moi pour m'aider, m'encourager et me soutenir inconditionnellement, qui m'a permis de réaliser les études que je voulais et devenir ce que je suis aujourd'hui. Que dieu te protège ma chère **maman**.

A **mon père** qui n'a jamais cessé de croire en moi.

A mon frère **Housseem** et mes sœurs **Kamilia** et **Nada** qui m'ont toujours soutenue et encouragée.

A ma meilleure amie **Chaimaa** qui m'a toujours écoutée et soutenue.

Résumé :

Dans ce mémoire nous aborderons quelques notions de système dynamique et nous nous intéresserons au chémostat, un dispositif de culture continue contrôlée de micro-organismes. Nous développerons également des modèles mathématiques biologiques relatifs au modèle simple de chémostat et au modèle de compétition.

Abstract:

In this memory we will approach some notions of dynamic system and we will be interested in the chemostat, a device for the controlled continuous culture of micro-organisms. We will also develop biological mathematical models relating to the simple chemostat model and the competition model.

ملخص:

في هذه المذكرة سوف نتناول بعض مفاهيم النظام الديناميكي وسنكون مهتمين بالكيموستات ، وهو جهاز للمعاينة المستمرة المتحكم فيها للكائنات الحية الدقيقة. سنقوم أيضاً بتطوير نماذج رياضية بيولوجية تتعلق بنموذج ناظم كيميائي بسيط ونموذج منافسة.

Table des matières

1	Notions préliminaires	5
1.1	Système d'équations différentielles	6
1.2	Notions de stabilité et points d'équilibre	6
1.3	Principe de réduction	7
1.4	Fonction de Lyapunov	9
1.5	Principe d'invariance de LaSalle	10
1.6	Le théorème de Poincaré-Bendixson	11
2	Principe du chémostat	12
2.1	Le chémostat	13
2.1.1	Historique et Définition	13
2.1.2	Les types de fonctionnement de bioréacteur	16
2.2	Modèle mathématique classique	16
2.3	Exemples de cinétique ω	18
2.4	Analyse mathématique du modèle	19
3	Modèle avec deux espèces	24
3.1	Compétition dans le chémostat	25
3.2	Bornitude et positivité des solutions	27
3.3	Stabilité des points d'équilibres	29
3.4	Interprétation	33
3.5	Résultat mathématique pour un modèle de compétition de n espèces .	34
	Bibliographie	39

Notations

\mathbb{R} :	L'ensemble des nombres réelles.
\mathbb{R}^n :	$\underbrace{\mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \dots \times \mathbb{R}}_{n \text{ fois}}$.
$\dot{x} = \frac{dx}{dt}$:	Dérivée du premier ordre de x par rapport au temps t .
Ω :	Un ouvert de \mathbb{R}^n .
\forall :	Pour tout.
J :	La matrice jacobienne.
$Det(J)$:	Le déterminant de la matrice jacobienne.
$Tr(J)$:	La trace de la matrice jacobienne.
i.e :	c'est-à-dire.
Δ :	Delta distingué.
P_λ :	Le polynôme caractéristique.
\exists :	Il existe.
$\mathcal{M}_n(\mathbb{R})$:	Matrice carrée d'ordre n à coefficient réels.
$\mathcal{M}^s(x_i)$:	La variété stable de x_i .
Λ^s :	La variété stable.
Λ^{ins} :	La variété instable.
V :	La fonction de Lyapunov.
C^1 :	Continuum différentiable.
$\langle \cdot, \cdot \rangle$:	Le produit scalaire.
$\bar{\nabla}$:	L'opérateur gradient.
$\bar{\theta}$:	La fermeture de θ .

Introduction

Un modèle mathématique est une construction théorique ou une simplification d'un phénomène soit physique, mécanique, technologique ou biologique qu'on peut étudier et résoudre.

Ce mémoire s'intéresse à la partie biologique, puisque la terre compte 70% d'océans qui hébergent environ 200 000 espèces végétales, animales et micro-organiques comme les virus, les bactéries où on peut étudier ces derniers phénomènes biologiques et les exprimer mathématiquement à l'aide des équations différentielles [20].

Ces modèles mathématiques décrivent l'interaction de deux espèces "biomasse et substrat" dans un bioréacteur en flux continu que nous rencontrons dans les laboratoires de microbiologie. Ce genre de bioréacteur est nommé chémostat depuis 1950 [19]. Les experts en génie des bio-procédés s'intéresse beaucoup à cet appareil car il offre des résultats très satisfaisants surtout dans le domaine de l'écologie microbienne.

Le rôle principale du chémostat est de garantir des conditions optimales pour le processus biologique tel que la division cellulaire, la photosynthèse, la respiration, la digestion, la reproduction. C'est une cuve en verre ou en acier qui nous permet d'examiner la culture d'un mico organisme sur des nutriments, presque totalement fermée par une membrane qui sépare sa partie intérieure de l'extérieur pour empêcher l'entrée d'air extérieur.

Il existe généralement trois différents types d'opérations à utiliser dans les processus d'interaction : le mode Batch, Fed-Batch et continu, qu'on peut modifier d'un type à l'autre par un petit ajustement des débits qui sont ensuite choisis par des expérimentateurs.

Dans ce travail, nous avons fait notre études en mode continue, ce dernier fera l'objet de plus de détails dans la suite de notre travail.

Ce mémoire contient trois chapitres à savoir

Le premier chapitre où nous allons présenter quelques notions et outils mathématiques utilisés dans les démonstrations des théorèmes.

Le second chapitre nous allons exprimer le principe du chémostat ensuite l'étude du modèle classique.

Le troisième chapitre est dédié à l'analyse d'un modèle de compétition dans un chémostat.



Notions préliminaires

Sommaire

1.1	Système d'équations différentielles	6
1.2	Notions de stabilité et points d'équilibre	6
1.3	Principe de réduction	7
1.4	Fonction de Lyapunov	9
1.5	Principe d'invariance de LaSalle	10
1.6	Le théorème de Poincaré-Bendixson	11

Nous introduisons et rappelons quelques notions mathématiques qui seront nécessaires par la suite.

1.1 Système d'équations différentielles

Une équation différentielle ordinaire se définit sous la forme d'une relation entre une fonction qui dépend qu'une seule variable et sa dérivée. Elle est utilisée pour décrire l'évolution d'un phénomène physique ou biologique tel que la mécanique céleste ou la dynamique des populations.

Définition 1.1.1 (Équation différentielle ordinaire) [11]

Soit $F : I \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction. Avec, Ω est un ouvert de \mathbb{R}^n et I un intervalle de \mathbb{R} .

On appelle équation différentielle ordinaire du premier ordre du type,

$$\dot{x}(t) = F(t, x(t)) \quad (1.1)$$

Où, $x(t) \in \Omega$ la fonction inconnue, et $t \in I$ sa variable.

$F(t, x) = (F_1(t, x), \dots, F_n(t, x))$, chaque fonction F_i avec $i = 1, \dots, n$ est continue sur $I \times \Omega$ à valeurs dans \mathbb{R} .

La fonction F est appelée champs de vecteurs, l'équation (1.1) représente un système de n équations différentielles ordinaires.

1.2 Notions de stabilité et points d'équilibre

Soit le système d'équations différentielles de la forme

$$\begin{cases} \dot{x} = F(x, y) \\ \dot{y} = G(x, y) \end{cases} \quad (1.2)$$

Où, les fonctions F et G sont de classe C^1 .

Supposons que (x^*, y^*) est un point d'équilibre du système (1.2), c'est-à-dire :

$$F(x^*, y^*) = 0$$

et,

$$G(x^*, y^*) = 0$$

Définitions [18]

Définition 1.2.1 (matrice jacobienne) Soit la matrice jacobienne autour du point d'équilibre (x^*, y^*) du système différentielle (1.2) notée J^* définit par

$$J^* = \begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial F}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial G}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial G}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix} \quad (1.3)$$

On pose,

$$\begin{aligned} A &= \frac{\partial F}{\partial x}(x^*, y^*) & B &= \frac{\partial F}{\partial y}(x^*, y^*) \\ C &= \frac{\partial G}{\partial x}(x^*, y^*) & D &= \frac{\partial G}{\partial y}(x^*, y^*) \end{aligned}$$

Définition 1.2.2 On appelle

$$\text{Tr}(J^*) = A + D$$

La trace de la matrice (1.3).

$$\text{Det}(J^*) = A D - B C$$

Le déterminant de la matrice (1.3).

Théorème 1.2.1 Supposons que du système (1.2) nous avons

$$\begin{cases} \text{Det}(J^*) \neq 0 \\ \Delta = \text{Tr}^2(J^*) - 4\text{Det}(J^*) > 0 \end{cases}$$

Donc,

1. Si $\text{Det}(J^*) < 0$, alors on dit que le point (x^*, y^*) est instable (point selle).
2. Si $\text{Det}(J^*) > 0$ et $\text{Tr}(J^*) > 0$, alors on dit que le point (x^*, y^*) est instable.
3. Si $\text{Det}(J^*) > 0$ et $\text{Tr}(J^*) < 0$, alors on dit que le point (x^*, y^*) est stable.

Théorème 1.2.2 Soit P_λ polynôme caractéristique de la matrice (1.3) et soient λ_1, λ_2 valeurs propres de P_λ , alors nous avons les cas suivants

Cas 1 : supposons que si (1.3) admet deux valeurs propres distincts i.e $\lambda_1 \neq \lambda_2$ alors,

- Si les valeurs propres de la matrice J^* sont de partie réelle strictement positive i.e $\lambda_1 > 0$ et $\lambda_2 > 0$ alors, on dit que le point d'équilibre (x^*, y^*) est instable.
- Si les valeurs propres de la matrice J^* sont de partie réelle strictement négative i.e $\lambda_1 < 0$ et $\lambda_2 < 0$ alors, on dit que le point d'équilibre (x^*, y^*) est stable.
- Si le produit des valeurs propres est négative i.e $\lambda_1 \cdot \lambda_2 < 0$ alors, on dit que le point d'équilibre (x^*, y^*) est instable.

Cas 2 : supposons que si (1.3) admet une valeur propre double i.e $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_0$ alors,

- Si $\lambda_0 > 0$ alors, on dit que le point d'équilibre (x^*, y^*) est instable.
- Si $\lambda_0 < 0$ alors, on dit que le point d'équilibre (x^*, y^*) est stable.

On va donner aussi le principe de réduction suivant qu'on va l'utiliser dans l'étude de stabilité.

1.3 Principe de réduction

Dans les problèmes de chemostats, grâce au principe de conservation de masse [20], il est souvent utilisée d'une réduction du modèle sur une certaine variété. Puis, nous mettons une étude approfondie sur ce modèle et à partir de là, nous

obtenons les résultats du système initial, cette loi nous donne que la masse d'un objet ou de plusieurs objets ne change jamais avec le temps, quelle que soit la manière dont les composants s'emboitent.

Dans un système isolé, la loi exige que dans toute réaction nucléaire ou chimique, la masse totale des réactifs soit égale à la masse des produits.

Soit

$$\begin{cases} \dot{y} = F(y, z), \\ \dot{z} = Az. \end{cases} \quad (1.4)$$

et,

$$\dot{x} = F(y, 0). \quad (1.5)$$

Avec,

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

Supposons les hypothèses suivantes :

(H0) : $f \in C^1(D)$ (continument différentiable), D est positivement invariant pour (1.4) et (1.5) est dissipatif.

(H1) : La matrice A est une matrice de Hurwitz i.e toutes les valeurs propres de A ont une partie réelle strictement négative.

(H2) : L'équation (1.5) a un nombre fini des points d'équilibres x_1^*, \dots, x_p^* dans l'ensemble Ω , qui sont hyperboliques.

(H3) : Soit $\mathcal{M}^s(x_i)$ la variété stable de x_i alors

$$\begin{aligned} \dim \mathcal{M}^s(x_i) &= n \quad \text{pour } i = 1, \dots, r, \\ \dim \mathcal{M}^s(x_i) &< n \quad \text{pour } i = r + 1, \dots, p. \end{aligned}$$

$$(H4) : \Omega = \bigcup_{i=1}^p \mathcal{M}^s(x_i).$$

(H5) : L'équation (1.5) n'admet pas de cycle formé par des équilibres (chaine fermée).

Remarque 1.3.1 *Nous avons*

1. Les seuls points d'équilibre du système (1.4) sont $(x_i, 0)$ qu'ils sont hyperboliques.
2. Si la variété stable Λ^s et instable Λ^{ins} du système (1.4), alors

$$\dim \Lambda^s(x_i, 0) = m + \dim \mathcal{M}^s(x_i),$$

et

$$\mathcal{M}^s(x_i) \times \{0\} = \Lambda^s(x_i, 0) \cap \{(y, z) \in D : z = 0\}.$$

3. Si on a $i = 1, \dots, r$ donc les points d'équilibres x_i et $(x_i, 0)$ sont respectivement localement asymptotiquement stable pour les système (1.5) et (1.4).
4. D'après l'hypothèse (H4), tout point de l'ensemble Ω est "attiré" par un des $x_i, i = 1, \dots, p$.

Théorème 1.3.1 (Principe de réduction) [20]

Supposons que les hypothèses de (H0) à (H5) sont satisfaites.

Si $(y(t), z(t))$ est une solution du système (1.4) alors pour un certain i nous avons,

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

c'est-à-dire, $D \subset \Omega = \bigcup_{i=1}^p \Lambda^s(x_i, 0)$.

1.4 Fonction de Lyapunov

Cette méthode consiste à trouver une fonction qui dite fonction de Lyapunov et examiner sa dérivée, qui nous permet de définir la stabilité des points d'équilibres d'une équation différentielle ordinaire.

Dans ce qui suit, nous présentons quelques résultats principaux de la fonction de Lyapunov [12].

Définition 1.4.1 Soit le système d'équation différentielle suivant

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \tag{1.6}$$

Où, $x \in \Omega$ et la fonction $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ et de classe C^1 .

On définit \dot{V} la dérivée de la fonction du Lyapunov par :

$$\dot{V}(x(t)) = \frac{dV}{dt}(x(t)) \cdot \dot{x}(t) = \langle \nabla V(x), f(x) \rangle$$

Où $\langle \cdot, \cdot \rangle$ représente le produit scalaire et ∇ l'opérateur gradient.

Définition 1.4.2 [8] On dit qu'une fonction V est défini dans $\theta \subset \Omega$ une fonction de Lyapunov pour le système (1.6) s'il vérifie les conditions suivantes :

1. V est continue dans θ .
2. Pour $\bar{x} \in \bar{\theta}$ (la fermeture de θ) tel que V n'est pas continue dans \bar{x} ,

$$\lim_{\substack{x \rightarrow \bar{x} \\ x \in \theta}} V(x) = +\infty$$

3. La fonction \dot{V} est semi- définie négative c'est-à-dire $\dot{V} \leq 0$ dans θ .

Définition 1.4.3 Soit $V : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction continue et soit x^* un point d'équilibre (i.e $f(x^*) = 0$) et $V(x^*) = 0$, on dit que la fonction V est une fonction de Lyapunov pour (1.6) si,

1. $V(x^*) = 0$ et V est définie positive i.e $V(x) > 0$ pour tout x .

2. $\dot{V}(x^*) = 0$ et \dot{V} est semi-définie négative i.e $\dot{V}(x) \leq 0$ pour tout x .

Théorème 1.4.1 Soit x^* un point d'équilibre et soit θ un ouvert de \mathbb{R}^n , on dit que la fonction de Lyapunov du système (1.6) existe autour de x^* si et seulement si x^* est stable.

Si $\forall x \in \theta - \{x^*\}$, $\dot{V}(x) < 0$ (i.e. V est définie négative).

Alors,

le point d'équilibre x^* est asymptotiquement stable.

De plus x^* est asymptotiquement stable si V vérifié :

Si $\theta = \mathbb{R}^n$ et si V radialement non bornée i.e

$$\lim_{\|x\| \rightarrow +\infty} V(x) = +\infty$$

Donc, x^* est globalement asymptotiquement stable.

1.5 Principe d'invariance de LaSalle

On trouve souvent la fonction de Lyapunov tel que sa dérivée \dot{V} soit semi-défini négative qui ne permet pas de déduire du théorème précédent (1.4.1) la stabilité asymptotique mais seulement la stabilité.

Dans les années 60, J.P.LaSalle a étudié ce problème en détail et a formulé un principe connu sous le nom "Principe d'Invariance de LaSalle" qui nous permet d'analyser la stabilité asymptotique des équilibres dans le cas où la fonction de \dot{V} est seulement semi-définie négative, c'est ce qu'on va présenter dans la partie suivante

Définition 1.5.1 (Compact) On dit que Ω est un compact de \mathbb{R}^2 si l'ensemble est fermé borné.

Définition 1.5.2 (Ensemble positivement invariant) Un domaine Ω de \mathbb{R}^2 est un ensemble positivement invariant pour le système (1.6), si pour toute condition initiale $x(0) = x_0 \in \Omega$, la trajectoire issue de x_0 est contenue dans Ω .

Remarque 1.5.1 Un ensemble positivement invariant n'est pas nécessairement borné, d'où le terme "positivement" vient qu'on vu la trajectoire pour $t \geq 0$ croissant. Les trajectoires peuvent être à la frontière d'un ensemble positivement invariant.

Théorème 1.5.1 [13] Soit Ω un compact qui est positivement invariant de $\Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ pour le système (1.6) et soit la fonction V de $C^1(\Omega, \mathbb{R})$ telle que la fonction \dot{V} est une fonction semi-définie négative sur Ω .

Soit $E (\subset \mathbb{R}^n)$ le plus grand ensemble invariant qui est inclus dans Ω , avec

$$\Lambda = \{x \in \Omega : \dot{V}(x) = 0\}$$

Donc, on a quand $t \rightarrow +\infty$ toutes les solutions de l'équation différentielle (1.6) commençant par Ω convergent vers E .

Si E se réduit à un seul point, donc ce point est un équilibre globalement asymptotiquement stable dans Ω .

On va utiliser aussi le corollaire suivant on dispose déjà de la fonction de Lyapunov dont la dérivée est semi-définie négative (i.e. $\dot{V}(x) \leq 0$).

Corollaire 1.5.1 Soit x^* le point d'équilibre du système (1.6), et soit V la fonction de Lyapunov de ce système, telle que

$$\Lambda = \{x \in \mathbb{R}^n : \dot{V}(x) = 0\} = \{x^*\}$$

Donc, toutes les solutions du système (1.6) commençant de θ convergent vers l'équilibre x^* quand $t \rightarrow +\infty$.

1.6 Le théorème de Poincaré-Bendixson

Définition 1.6.1 (L'ensemble oméga limite) Soit le système (1.6) et soit $x \in \Omega$. On appelle ω - limite de x noté par $\omega(x)$, l'ensemble des $y \in \Omega$ tel que,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} f(x) = y.$$

Théorème 1.6.1 [22] Soit le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = F(x, y) \\ \dot{y} = G(y) \end{cases} \quad (1.7)$$

et,

$$\dot{x} = F(x, 0) \quad (1.8)$$

Soit ω l'ensemble ω - limite de la solution bornée $x(t)$ de l'équation (1.8).

On suppose qu'il existe un voisinage de ω qui contient un nombre fini des points d'équilibres de (1.8).

Alors l'ensemble ω - limite est

- Soit un point d'équilibre.
- Soit une orbite périodique.
- Soit une réunion des points d'équilibres et des orbites périodiques.



Principe du chémostat

Sommaire

2.1	Le chémostat	13
2.1.1	Historique et Définition	13
2.1.2	Les types de fonctionnement de bioréacteur	16
2.2	Modèle mathématique classique	16
2.3	Exemples de cinétique ω	18
2.4	Analyse mathématique du modèle	19

Un bref historique et quelques définitions relatives au chémostat seront exposés dans cette partie.

2.1 Le chémostat

2.1.1 Historique et Définition

Le chémostat est un type particulier de bioréacteur (appareil de laboratoire) qu'on peut le définir au sens large comme un lieu des interactions biologiques. Plus formellement, un chémostat est un dispositif qui permet de cultiver des micro-organismes (phytoplancton, bactéries, etc.) en présence d'un élément limitant et d'autres éléments en quantités non limitantes. Les variations de l'élément limitant permettent de mesurer l'influence de ce dernier sur la population cultivée. Ainsi le chémostat est un modèle d'écosystème dans lequel on peut évaluer les relations entre un élément et un organisme.

Il a été inventé en 1950 [16, 19] par Leo Szilard qui était son principal concepteur pendant que Jacques Monod étudiait les cinétiques de l'augmentation d'*Escherichia Coli* dans un milieu de culture contenant du glucose et lactose en même temps comme une source du carbone, Leo a suggéré qu'il fournisse les deux sucres en continu selon la vitesse à laquelle les bactéries les consomment, de cette façon il peut voir si l'un des sucres empêche l'utilisation de l'autre, donc pour tester la validité de cette hypothèse, Leo Szilard et Aaron Novick ont inventés le chémostat dans laquelle la concentration de glucose et/ou lactose reste constante, tandis que Monod a travaillé seul et l'a nommé un bactogène. A l'origine ; le dispositif est réaliser pour la culture de bactéries [4].

Définition 2.1.1 *Un bioréacteur est un réservoir (cuve) de quelques litres de volume V qui contient une espèce d'interaction dans les micro-organismes se développent, le dispositif est décrit pour la culture de la croissance de la population des cellules végétales ou des micro-organismes sur des substrats $S(t)$ et qu'il nous permet de garantir le développement des bactéries et la production de biomasse $B(t)$ au cours du temps, tous par la conservation des conditions environnantes (température, Ph , aération et luminosité). On remplit le conteneur avec un milieu de renouvellement avec un débit d'entrée F_{int} pour que les matériel stérilisé entre et le décharger à un débit de sortie F_{ext} qui sont généralement des nutriments, déchets, matériel stérilisé, micro-organismes ou autres, ces deux débits sont choisis par les expérimentateurs.*

L'objectif de chémostat

Le chémostat est utilisé dans des processus industriels tels que le contrôle du dimensionnement des bioréacteurs ou la conception de conditions de fonctionnement efficaces. Le bioréacteur traite les eaux usées où elles sont utilisées là où les concentrations de nutriment toxiques sont réduites il est aussi de plus en plus utilisé dans les laboratoires de biochimie où il travaille pour la fermentation de la matière organique, il est utilisé pour produire des biogaz comme l'éthanol, ou dans la production de médicaments comme l'insuline. Ainsi, nous permet d'étudier le développement des micro-organismes dans le milieu naturel, la compréhension d'interactions entre les différentes espèces.

Ce dispositif peut prendre plusieurs formes, on peut le schématiser de la façon suivante :

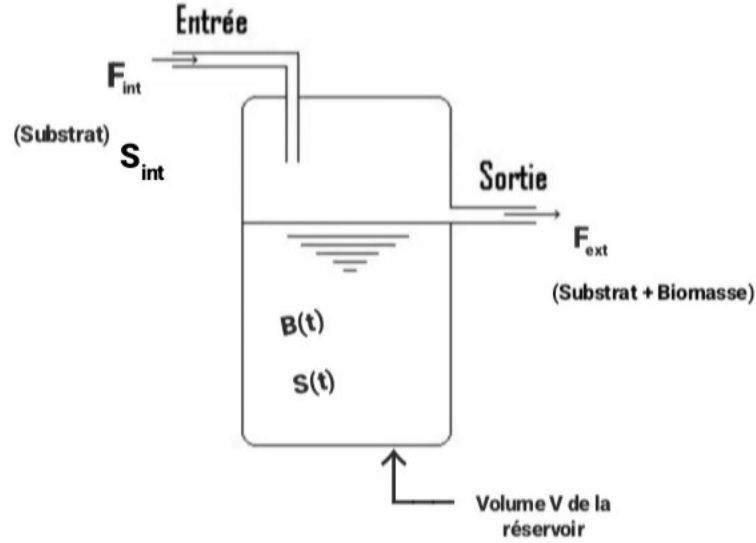


FIGURE 2.1 – Le schéma du chémostat

$B(t)$ et $S(t)$ représente respectivement les concentrations à l'instant t de la biomasse et du substrat mesurés en grammes par litre (g/l).

F_{int} et F_{ext} désignent respectivement les flux d'entrée et de sortie mesurés en litre par heure (l/h)

V représente le volume de réservoir mesuré en litre (l).

S_{int} représente la concentration entrante du substrat.

Maintenant, nous allons donner deux équations différentielles qui sont respectivement la description de tous ce qui se passe pour le substrat et la biomasse dans le chémostat. D'après le principe de conservation de Antoine Lavoisier : "rien ne se perd, rien ne se crée, tout se transforme" [3], nous avons

$$\begin{cases} \frac{\partial V(t)B(t)}{\partial t} = -F_{ext}(t)B(t) + \omega(S)V(t)B(t), \\ \frac{\partial V(t)S(t)}{\partial t} = F_{int}(t)S_{int} - F_{ext}(t)S(t) - y\omega(S)V(t)B(t), \\ \frac{\partial V(t)}{\partial t} = F_{int} - F_{ext}. \end{cases} \quad (2.1)$$

Alors

$$\begin{cases} B(t)\frac{\partial V(t)}{\partial t} + V(t)\frac{\partial B(t)}{\partial t} = -F_{ext}(t)B(t) + \omega(S)V(t)B(t), \\ S(t)\frac{\partial V(t)}{\partial t} + V(t)\frac{\partial S(t)}{\partial t} = F_{int}(t)S_{int} - F_{ext}(t)S(t) - y\omega(S)V(t)B(t). \end{cases} \quad (2.2)$$

Nous remplaçons la troisième équation du système (2.1) dans les deux équations du système (2.2) et nous trouvons

$$\begin{cases} F_{int}(t)B(t) - F_{ext}(t)B(t) + V(t)\frac{\partial B(t)}{\partial t} = -F_{ext}(t)B(t) + \omega(S)V(t)B(t), \\ F_{int}(t)S(t) - F_{ext}(t)S(t) + V(t)\frac{\partial S(t)}{\partial t} = F_{int}(t)S_{int} - F_{ext}(t)S(t) - \omega(S)V(t)B(t). \end{cases}$$

Par une simplification des termes $F_{ext}(t)S(t)$ dans les deux équations, nous obtenons

$$\begin{cases} \dot{B}(t) = -\frac{1}{V}F_{int}(t)B(t) + \omega(S)B(t), \\ \dot{S}(t) = \frac{1}{V}F_{int}(t)S_{int} - \frac{1}{V}F_{int}(t)S(t) - y\omega(S)B(t). \end{cases}$$

Soit $D = \frac{F_{int}}{V}$ le taux de dilution exprimé par (h^{-1}).

Par suite, le modèle de chémostat est donné par la formule suivante :

$$\begin{cases} \dot{B}(t) = (\omega(S) - D)B(t), \\ \dot{S}(t) = D(S_{int} - S(t)) - y\omega(S)B(t). \end{cases} \quad (2.3)$$

Avec, y représente le coefficient de rendement.

Quelques applications du chémostat en biologie

Presque toutes les études liées au chémostat sont liées à la biologie cellulaire, moléculaire et évolutive, etc

- **Biologie évolutive** : Les écologistes utilisent les outils fournis par un système de culture continue de micro-organismes pour étudier comment le taux de croissance affecte les processus cellulaires et comment la pression génétique est contrôlée.
- **Biologie cellulaire** : l'utilisation du chémostat dans cette partie est quand on a besoin d'utiliser de grands volumes de cellules ou de protéines uniformes.
- **Biologie moléculaire** : dans ce domaine, les études de chémostat permettent l'analyse de la transcription de l'ADN dans tout le génome, cette méthode de culture facilite l'obtenir d'informations pour l'analyse complète ou systémique des cultures de micro-organismes.
- **Cultures enrichies** : les chémostats peuvent être utilisés pour enrichir les milieux de culture, pour récolter des types spécifiques de mutants bactérien comme auxotrophes ou celles qui peuvent devenir résistantes aux médicaments tels que les antibiotiques pour une étude scientifique et aussi peuvent utilisé pour déterminer l'absence de certaines espèces ou détecter la présence de certaines dont la proportion est très faible à voir dans le milieu.

2.1.2 Les types de fonctionnement de bioréacteur

Nous avons trois types de fonctionnement dans un bioréacteur [1].

1. **Mode Batch** (discontinu) : dans ce type on n'a ni entrée, ni sortie (c'est-à-dire $F_{int} = F_{ext} = 0$) en général la production soit faible et le volume reste constant par suite, on voit une croissance exponentielle de la population. En générale, on utilise ce type dans le domaine commercial quand le but est de récupérer la biomasse et le produit qui nous intéresse à l'instant final.
2. **Mode Fed-Batch** (semi continue) : dans ce type il y a une entrée par contre y a pas de sortie (c'est-à-dire $F_{int} > 0$ et $F_{ext} = 0$), on utilise une dilution avec un volume variant. Ce type est le meilleur cas pour contrôler les conditions de croissance et gagnez du temps par contre il y a le problème du risque de contamination externe.
3. **Mode continu** : c'est le plus utilisé dans le domaine de la dépollution biologique, les espèces et les nutriments sont introduits d'une manière ou d'autre qui sont transférés mécaniquement ou bien sous la pression des nouveaux composants de l'entrée vers la sortie. Dans ce cas on a la sortie égale à la entrée (i.e. $F_{int} = F_{ext}$), le volume est constat dans le réservoir.

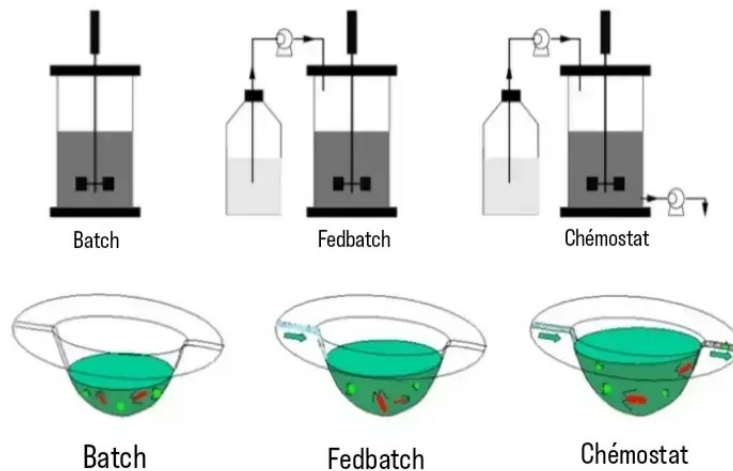


FIGURE 2.2 – Les différents types du bioréacteur

2.2 Modèle mathématique classique

Nous distinguons deux parties dans la modélisation : la partie physique, qui représente les flux de matière liés à la circulation du liquide, et la partie biologique, qui caractérise les processus biologiques dans un chémostat.

La partie physique :

La biomasse varie uniquement en fonction de la sortie, qui a lieu au taux D identique à celui de l'entrée, car aucun organisme n'entre dans le bol de nourriture. Alors, on peut exprimer cela de la façon suivante :

$$\dot{B} = -DB$$

Le substrat dépend du substrat qui entre dans le chémostat, avec un taux D et une concentration S_{int} et du substrat qui se trouve dans le chémostat, qui est vidée par dilution. Par conséquent, on obtient

$$\dot{S} = DS_{int} - DS$$

La partie biologique :

Aucune hypothèse particulière est nécessaire dans la partie physique de la description, par contre dans la partie biologique il est obligé de choisir, soit on décrit la masse des cellules, ou les compter ?

Au cours de ce travail, les substrats sont consommés par les organismes pour leur croissance.

Soit ω le taux de croissance de biomasse, alors

$$\dot{B} = \omega(S)B$$

La consommation fait diminuer la quantité du substrat à un certain taux σ qui l'on appelle le taux d'absorption.

$$\dot{S} = -\sigma(S)B$$

Pour obtenir le modèle qui décrit le phénomène étudié, nous devons combiner les équations différentielles qui représentent la partie physique et la partie biologique. Le modèle résultant est le suivant

$$\begin{cases} \dot{B} = (\omega(S) - D)B \\ \dot{S} = D(S_{int} - S) - \sigma(S)B(t) \end{cases} \quad (2.4)$$

Où,

B représente la biomasse dans le chémostat.

S représente la quantité du substrat dans le chémostat.

ω représente le taux de croissance de B où $\omega(S) > 0$ pour $S > 0$.

$\sigma = \frac{\omega(S)}{y}$ représente le taux de consommation de S par B où $\sigma(S) > 0$ pour $S > 0$.

$D \geq 0$ taux de dilution.

Remarque 2.2.1 *La fonctions ω est :*

1. $\omega : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$ est localement lipschitziennes, i.e la condition d'existence et d'unicité de la solution du système (2.4) est assuré.

2. $\omega(0) = 0$ cela veut dire que dans l'absence de substrat il n'y a pas de croissance.

Le coefficient de rendement y peut être égal à un, sans perte de généralité et cela nous pouvons le voir juste par un changement de variable consistant à remplacer $\frac{\omega(S)}{y}$ par $\tau(S)$ et dans ce cas le système (2.4) devient

$$\begin{cases} \dot{B}(t) = (\omega(S) - D)B(t) \\ \dot{S}(t) = D(S_{int} - S) - \omega(S)B(t) \end{cases} \quad (2.5)$$

Les chercheurs ont trouvés que ω peut prendre plusieurs formule. Dans cette thèse nous allons définir quelques cinétiques.

2.3 Exemples de cinétique ω

Les fonctions de croissance sont affectées par plusieurs facteurs environnementaux tel que : la concentration en substrat, biomasse, la température, etc. Nous choisissons quelque cinétique de ω que nous citons ci-dessous dépendant que du substrat :

- L'équation du taux de croissance dans le cas linéaire est définie par

$$\omega(S) = \alpha S$$

Avec, α est un réel strictement positif.

Cette cinétique est la plus simple et la plus proche à la réalité, nous l'utiliser pour les substrats qui sont limitant.

- **La cinétique de Monod** : La fonction de Monod a été introduite par Michaëlis et Menten en 1913 [14], puis en 1925 elle a été utilisé par Briggs et Haldane pour exprimer la réaction enzymatique avec un seul substrat [2]. Après en 1942, Monod l'a utilisé pour spécifier une corrélation entre le taux de croissance des organismes et la concentration du substrat [15]. La fonction de type de Monod est une fonction monotone et bornée, donnée par la formule suivante

$$\omega(S) = \frac{\omega_{max}}{K_S + S} S$$

D'où, ω_{max} le taux de croissance maximale des micro-organismes.

K_s est appelé la constante de demi-saturation (ou de Michaelis-Menten).

- **La cinétique de Haldane** : La fonction de croissance de Haldane a été introduite pour le calcul des concentrations du substrat quand être plus élevée, qui par la suite peuvent la croissance des micro-organismes [6]. Cette fonction est non-monotone donnée par l'expression suivante

$$\omega(S) = \frac{\omega_{max}}{K_S + S + \frac{S^2}{K_i}} S$$

Avec, K_i est la constante d'inhibition.

Dans le cas où l'inhibition du substrat est négligée, la fonction de Haldane

devient une fonction de Monod.

- **La cinétique de Hill [17]** : La fonction de croissance de Hill est donnée par la formule suivante

$$\omega(S) = \frac{\omega_{max}}{K_p + S_p} S$$

Avec, p est le coefficient de Hill (coefficient d'interaction).

Les systèmes biologiques sont des systèmes dont les variables d'état doivent être positives.

2.4 Analyse mathématique du modèle

Maintenant, dans la suite de cette partie nous montrons que le système (2.5) positif ou nul lorsque les conditions initiales sont positives ou nulles.

Théorème 2.4.1 (Positivité de B) *Pour toutes conditions initiales $B_0 = B(0) \geq 0$ nous avons $B(t) \geq 0$*

Preuve 2.4.1 *Pour démontrer le théorème précédent, nous calculons la solution du \dot{B} , cette formule est valable tant que S existe, nous avons*

$$\dot{B} = (\omega(S) - D)B$$

On intègre sur l'intervalle $[0, t]$

$$\int_0^t \frac{\dot{B}(\tau)}{B(\tau)} d\tau = \int_0^t [\omega(S(\tau)) - D] d\tau$$

ce qui donne,

$$\begin{aligned} [\ln B(\tau)]_0^t &= \int_0^t [\omega(S(\tau))] d\tau - [D\tau]_0^t \\ \ln B(t) - \ln B(0) &= \int_0^t [\omega(S(\tau))] d\tau - Dt \end{aligned}$$

donc, la solution est donnée par

$$B(t) = \exp\left(\int_0^t [\omega(S(\tau))] d\tau - Dt\right) B(0)$$

Cette résultat montre que si $B(0) \geq 0$ alors $B(t) \geq 0$ pour tout t .

Théorème 2.4.2 (Positivité de S) *Un système dynamique $\dot{S} = f(S)$ est positif si et seulement si $\forall i \in \{1, \dots, n\}$,*

$$\dot{S}_i = f_i(S_1 \geq 0, \dots, S_i = 0, \dots, S_n \geq 0) \geq 0$$

Preuve 2.4.2 *Nous avons deux situations qui sont possibles*

$$S_0 = S(0) = 0$$

$$S_0 = S(0) > 0$$

Premièrement, si $S_0 = 0$, on a :

$$\begin{aligned}\dot{S}(0) &= D(S_{int} - S(0)) - \omega(S(0))B(0) \\ &= D S_{int} > 0\end{aligned}$$

Par conséquent, pour tout $t > 0$ petit, on a $S(t) > 0$.

Ainsi, on change l'origine du temps alors, nous passons au cas suivant.

Soit $(B(0), S(0)) = (B_0, S_0) \in \mathbb{R}_+^ \times \mathbb{R}_+^*$.*

On suppose que $\exists t_1 > 0$ tel que $S(t_1) = 0$, et qu'il n'existe pas un $t_2 \in [0, t_1]$ tel que $S(t_2) = 0$.

$$\begin{aligned}\dot{S}(t_1) &= D(S_{int} - S(t_1)) - \omega(S(t_1))B(t_1) \\ &= D S_{int} > 0\end{aligned}$$

Or, nous avons

$$\dot{S}(t_1) = \lim_{\substack{t \rightarrow t_1 \\ t < t_1}} \frac{S(t_1) - S(t)}{t_1 - t} \leq 0$$

D'où, on obtient une contradiction.

Alors, il n'existe pas un t_1 tel que $S(t_1) = 0$.

Stabilité des points d'équilibre

Pour calculer les points d'équilibre du système (2.5) nous résolvons le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{B}(t) = 0 \\ \dot{S}(t) = 0 \end{cases}$$

Ce qui nous donne

$$\begin{cases} (\omega(S) - D)B(t) = 0 \\ D(S_{int} - S(t)) - \omega(S)B(t) = 0 \end{cases}$$

alors,

$$B^* = 0 \quad (1) \quad \text{ou} \quad S^* = \omega^{-1}(D) \quad (2)$$

$$D(S_{int} - S^*) - \omega(S^*)B^* = 0 \quad (3)$$

nous remplaçons l'équation (1) dans (2), alors

$$S^* = S_{int}$$

Par conséquent, le premier point d'équilibre est trivial donné par $(B_1^*, S_1^*) = (0, S_{int})$.

Par suite, remplaçons l'équation (2) dans (3), nous obtenons

$$D(S_{int} - S^*) - DB^* = 0$$

Donc,

$$B_2^* = (S_{int} - \omega^{-1}(D))$$

Si, $S_{int} > \omega^{-1}(D)$ alors, le deuxième point d'équilibre est non trivial donné par $(B_2^*, S_2^*) = (S_{int} - \omega^{-1}(D), \omega^{-1}(D))$.

Soit J la matrice jacobienne du système (2.5) donné par la formule suivante

$$J_{(B,S)} = \begin{pmatrix} \omega(S) - D & \dot{\omega}(S)B(t) \\ -\omega(S) & -D - \dot{\omega}(S)B(t) \end{pmatrix}$$

Calculons les valeurs propres

Soit

$$\text{Det}(J_{(B,S)} - \lambda I) = \begin{pmatrix} \omega(S) - D - \lambda & \dot{\omega}(S)B \\ -\omega(S) & -D - \dot{\omega}(S)B - \lambda \end{pmatrix}$$

Alors, le polynôme caractéristique P_λ tel que

$$\begin{aligned} P_\lambda &= (\omega(S) - D - \lambda)(-D - \dot{\omega}(S)B - \lambda) + \dot{\omega}(S)B\omega(S) \\ &= \lambda^2 + \lambda[2D + \dot{\omega}(S)B - \omega(S)] - D\omega(S) + D^2 + D\dot{\omega}(S)B \end{aligned}$$

Calculons delta Δ ,

$$\begin{aligned} \Delta &= [2D + \dot{\omega}(S)B - \omega(S)]^2 - 4(-D\omega(S) + D^2 + D\dot{\omega}(S)B) \\ &= \dot{\omega}^2(S)B^2 + \omega^2(S) - 2\dot{\omega}(S)B\omega(S) \\ &= [\dot{\omega}(S)B - \omega(S)]^2 > 0 \end{aligned}$$

C'est-à-dire, nous avons deux valeurs propres, qui sont :

$$\lambda_1(B, S) = -D < 0$$

$$\lambda_2(B, S) = -D - \dot{\omega}(S)B + \omega(S)$$

Ce qui donne que la stabilité des équilibres dépend du signe de λ_2 .

Cas 1 : la stabilité du point trivial $(B_1^*, S_1^*) = (0, S_{int})$.

Pour étudier la stabilité du point (B_1^*, S_1^*) il suffit de remplacer l'équilibre dans $\lambda_2(B, S)$, nous obtenons ce qui suit

$$\lambda_2(0, S_{int}) = -D + \omega(S_{int})$$

Si $\omega(S_{int}) < D$ ça veut dire que $\lambda_2 < 0$, donc le point d'équilibre $(0, S_{int})$ est stable. Par contre, si $\omega(S_{int}) > D$, alors $\lambda_2 > 0$, donc l'équilibre est instable (point selle).

Cas 2 : la stabilité du point non trivial $(B_2^*, S_2^*) = (S_{int} - \omega^{-1}(D), \omega^{-1}(D))$.
 Nous remplaçons le point (B_2^*, S_2^*) dans l'expression de $\lambda_2(B, S)$ d'où on trouve,

$$\begin{aligned}\lambda_2(B^*, S^*) &= -D - \dot{\omega}(S^*)B + \omega(S^*) \\ &= -\dot{\omega}(S^*) [S_{int} - \omega^{-1}(D)]\end{aligned}$$

Nous rappelons que, $S_{int} \geq \omega^{-1}(D)$, donc on a deux cas à étudier $S_{int} > \omega^{-1}(D)$ et $S_{int} = \omega^{-1}(D)$.

Le premier cas : $S_{int} > \omega^{-1}(D)$

On sait que $S_{int} > \omega^{-1}(D)$, il nous reste d'étudier le signe de $\dot{\omega}(S^*)$,

$$\lambda_2 < 0 \Leftrightarrow \dot{\omega}(S^*) > 0 \tag{2.6}$$

$$\lambda_2 > 0 \Leftrightarrow \dot{\omega}(S^*) < 0 \tag{2.7}$$

$$\lambda_2 = 0 \Leftrightarrow \dot{\omega}(S^*) = 0 \tag{2.8}$$

Maintenant, nous montrons (2.6), (2.7) et (2.8).

Cas où $\omega^{-1}(D)$ appartient à une phase monotone croissante de ω

Supposons que $\omega^{-1}(D) \in [a, b] \subset \mathbb{R}$, $\forall S \in [a, b]$, on a $\dot{\omega}(S^*) > 0$.

i.e la relation (2.6) est vrai et $\lambda_2 < 0$, ce qui donne que l'équilibre non trivial est stable.

Cas où $\omega^{-1}(D)$ appartient à une phase monotone décroissante de ω

Supposons que $\omega^{-1}(D) \in [a, b] \subset \mathbb{R}$, $\forall S \in [a, b]$, on a $\dot{\omega}(S^*) < 0$.

Alors, la relation (2.7) est vrai et $\lambda_2 > 0$, ce qui implique que l'équilibre non trivial est instable.

Cas où $\omega^{-1}(D)$ appartient à une phase monotone constante de ω

Ici, on a $\dot{\omega}(S^*) = 0$.

i.e $\lambda_2 = 0$ alors on ne peut rien conclure.

Le deuxième cas : $S_{int} = \omega^{-1}(D)$

Dans ce cas, nous sommes en fait dans le cas trivial.

On peut résumer les deux cas dans le tableau suivant :

point d'équilibre	État	Stabilité	
		$\omega(S_{int}) > D$	$\omega(S_{int}) < D$
E_1	E.trivial	instable	stable
E_2	E.non trivial	stable	n'existe pas

TABLE 2.1 – Stabilité des équilibres

Portrait de phase

La figure ci-dessous montre le champ de vecteur du système (2.5)

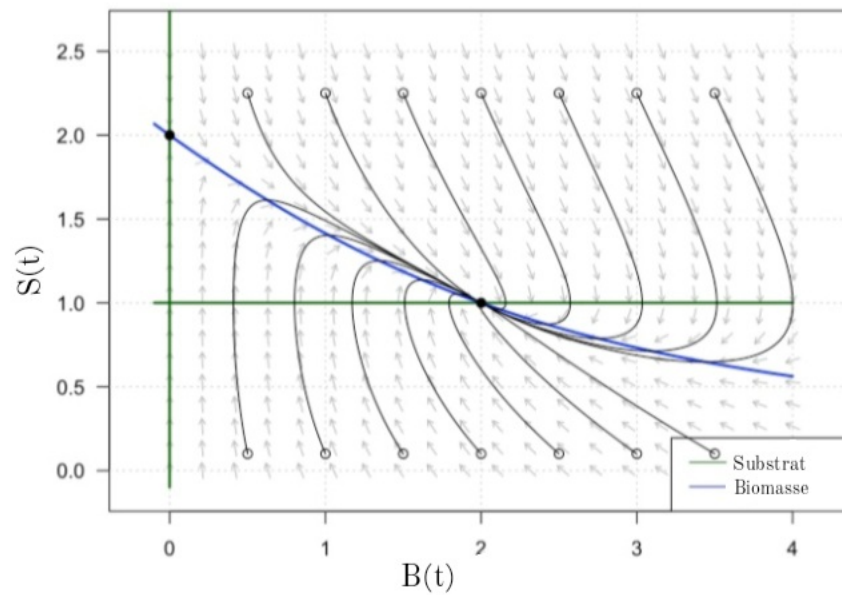


FIGURE 2.3 – Champ de vecteur du système (2.5)

Modèle avec deux espèces

Sommaire

3.1	Compétition dans le chémostat	25
3.2	Bornitude et positivité des solutions	27
3.3	Stabilité des points d'équilibres	29
3.4	Interprétation	33
3.5	Résultat mathématique pour un modèle de compétition de n espèces	34

3.1 Compétition dans le chémostat

Introduction

Dans les années entre 1934 et 1935, l'écologiste russe Gause [10] a fait son expérience sur l'étude de la compétition entre trois espèces de paramécies *P. Aurelia*, *P. Caudatum* et *P. Bursaria* (se sont des cellules qui se nourrissent de bactéries).

La première étape c'était de laisser les trois espèces vivre et grandir seules dans un milieu de culture, où ce nourrissent de bactéries et de levures.

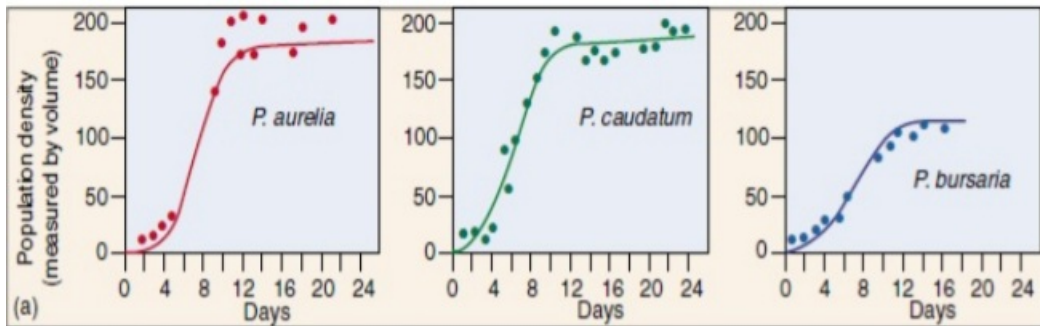


FIGURE 3.1 – Croissance des trois espèces

Puis, quand Gause a développé les paramécies, *P. Aurelia* et *P. Caudatum* dans le même tube de culture, donc il a trouvé que le nombre de *P. Caudatum* diminue jusqu'à l'extinction, laissant *P. Aurelia* vivre seul. D'où, Gause a découvert que *P. Aurelia* était capable de croître six fois plus rapide que son concurrent *P. Caudatum* car elle était mieux utiliser les ressources limitées disponibles.

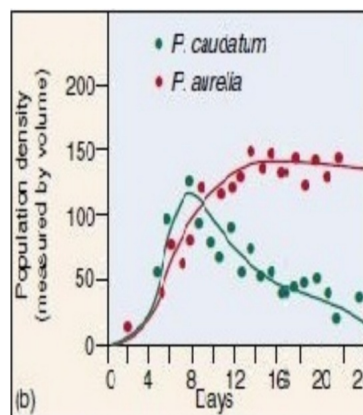


FIGURE 3.2 – Compétition entre *P. Aurelia* et *P. Caudatum*

À partir de cette expérience Gause a formulé l'hypothèse qu'on appelle maintenant "le principe de l'exclusion compétitive". Ce principe dit que si "deux espèces sont en compétition pour une ressource limitante, l'espèce qui utilise mieux finira par éliminé l'autre localement" ([5] [7] [9]).

Après un certains temps de sa première expérience, Gause a mis l'espèce qu'il avait vaincue dans sa expérience précédente en compétition avec le troisième type *P.Bursaria*.

Il attendait que l'une de ces espèces gagne l'autre, comme cela s'est produit dans sa expérience qui a fait avant, mais il a été surpris qu'elle coexistent, où les deux paramètres ont trouvées un moyen et ont partagées les ressources alimentaires entre eux. Comment ont-ils fait ?

La réponse c'est que, dans la partie supérieure du tube de culture, la concentration en oxygène est élevée, ce qui fait que la *P.Caudatum* y va pour se nourrir de bactérie, contrairement au *P.Bursaria* qui va dans la partie inférieure où la concentration en oxygène est plus faible, pour se nourrir de levure.

Le lieu désigné pour l'expérience c'était un, qui est le tube mais, les conditions de vie de chaque espèces c'étaient qu'une certaine partie du tube, donc les deux espèces coexistent et ainsi éviter la compétition.

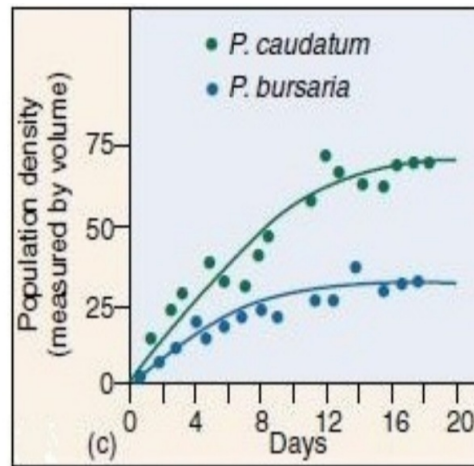


FIGURE 3.3 – croissance de *P.Caudatum* et *P.Bursaria*

On va s'intéresser à la première expérience qui a fait Gause "la compétition".

Modèle de compétition

Dans le modèle mathématique de compétition de n espèces pour une ressource dans un bioréacteur, un résultat connu sous le nom de PCE (Principe d'Exclusion Compétitive) affirme qu'une seule espèce peut survivre à la compétition (voir [21]).

Considérons le modèle mathématique de compétition comme suit

$$\begin{cases} \dot{S}(t) = D(S_{int} - S(t)) - \sum_{i=1}^n \omega_i(S)B_i(t) \\ \dot{B}_i(t) = B_i(t)(\omega_i(S) - D) \end{cases}, i = 1, \dots, n \quad (3.1)$$

Où,

B_i : La concentration de la biomasse de la $i^{\text{ème}}$ espèce.

S_{int} : La concentration du substrat à l'entrée du chémostat.

S : La concentration du substrat.

D : Le taux de dilution dans le chémostat.

ω_i : Le taux de croissance de la $i^{\text{ème}}$ espèce.

Analyse mathématique dans le cas $n=2$

Nous commençons d'étudier le système (3.1) pour le cas où $n = 2$.
Donc, le système devient

$$\begin{cases} \dot{S}(t) = D(S_{int} - S(t)) - \omega_1(S)B_1(t) - \omega_2(S)B_2(t) \\ \dot{B}_1(t) = B_1(t)(\omega_1(S) - D) \\ \dot{B}_2(t) = B_2(t)(\omega_2(S) - D) \end{cases} \quad (3.2)$$

Rappelons que les fonctions ω_i dans le système (3.2) sont continument différentiables, strictement croissantes et pour $i = 1, 2$, nous avons

$$\begin{aligned} \omega_i(0) &= 0 \\ \dot{\omega}_i(S) &> 0, \quad S > 0 \end{aligned}$$

Supposons que nous avons

$$\lambda_1 < \lambda_2 < S_{int}$$

où, $\lambda_i = \omega_i^{-1}(D)$ représentent le seuil de croissance.

Dans ce suit, nous montrons que les solutions sont positives et bornées.

3.2 Bornitude et positivité des solutions

Lemme 3.2.1 *Les solutions $(S(t), B_1, B_2)$ du modèle (3.2) sont positives et bornées.*

Preuve 3.2.1 *Pour $i = 1, 2$, nous avons $B_i(0) = B_{i_0} > 0$.*

La première étape : *Positivité des solutions.*

Nous calculons la solution de l'équation différentielle $\dot{B}_i = B_i(\omega_i(S) - D)$.

$$\int_0^t \frac{\dot{B}_i(\tau)}{B_i(\tau)} d\tau = \int_0^t (\omega_i(\tau) - D) d\tau$$

Par intégration sur $[0, t]$, on obtient

$$[\ln | B_i(\tau) |]_0^t = \int_0^t (\omega_i(\tau) - D) \, d\tau$$

$$\ln B_i(t) - \ln B_i(0) = \int_0^t (\omega_i(\tau) - D) \, d\tau$$

Ce qui donne

$$B_i(t) = \exp \left(\ln B_{i_0} + \int_0^t (\omega_i(\tau) - D) \, d\tau \right)$$

Par conséquent,

$$B_i(t) = B_i(0) \exp \left(\int_0^t (\omega_i(\tau) - D) \, d\tau \right) > 0$$

Maintenant, nous allons montrer par absurde que $S(t)$ n'est pas toujours positive quelque soit t .

Nous avons $S(0) = S_0 \geq 0$ alors, il existe un point t_0 tel que $S(t_0) = 0$ et $\dot{S}(t_0) < 0$.

Or, quand $S(t) = 0$, $\dot{S}(t) \geq 0$.

C'est une contradiction.

Donc, on déduit que $S(t)$ et $B_i(t)$ sont positives, pour tout $t \geq 0$.

La deuxième étape : Bornitude des solutions.

Nous effectuons la somme des deux équations du système (3.2) et nous obtenons

$$\begin{aligned} \dot{S} + \dot{B}_1 + \dot{B}_2 &= DS_{int} - DS - \omega_1(S)B_1 - \omega_2(S)B_2 + B_1(\omega_1(S) - D) + B_2(\omega_2(S) - D) \\ &= DS_{int} - DS - DB_1 - DB_2 \\ &= DS_{int} - D(S + B_1 + B_2) \end{aligned}$$

C'est une équation linéaire à coefficients constants dans la variable est $(S + B_1 + B_2)$.

Alors que, la solution de cette équation est donnée par

$$\begin{aligned} \dot{S} + \dot{B}_1 + \dot{B}_2 &= DS_{int} - D(S + B_1 + B_2) \\ \int_0^t \frac{\dot{S}(\tau) + \dot{B}_1(\tau) + \dot{B}_2(\tau)}{S(\tau) - S_{int} + B_1(\tau) + B_2(\tau)} \, d\tau &= \int_0^t -D \, d\tau \end{aligned}$$

Nous intégrons sur l'intervalle $[0, t]$ et on trouve

$$[\ln (S(\tau) - S_{int} + B_1(\tau) + B_2(\tau))]_0^t = -Dt$$

$$\ln (S(t) - S_{int} + B_1(t) + B_2(t)) - \ln (S(0) - S_{int} + B_1(0) + B_2(0)) = -Dt$$

ce qui donne

$$\frac{S(t) - S_{int} + B_1(t) + B_2(t)}{S_0 - S_{int} + B_{1_0} + B_{2_0}} = e^{-Dt}$$

donc,

$$S(t) - S_{int} + B_1(t) + B_2(t) = (S_0 - S_{int} + B_{1_0} + B_{2_0}) e^{-Dt}$$

Posons, $\eta = S_0 - S_{int} + B_{1_0} + B_{2_0}$.

alors,

$$S(t) + B_1(t) + B_2(t) = \eta e^{-Dt} + S_{int}$$

Par conséquent, quand $t \rightarrow +\infty$ implique que $\eta e^{-Dt} \rightarrow 0$.

i.e le membre à gauche est borné, et puisque on a chaque terme est strictement positif alors, chaque terme est borné.

3.3 Stabilité des points d'équilibres

Nous utilisons le principe de réduction.

Posons,

$$\Sigma(t) = S(t) + B_1(t) + B_2(t) - S_{int}$$

Par suite,

$$\dot{\Sigma}(t) = \dot{S}(t) + \dot{B}_1(t) + \dot{B}_2(t)$$

En additionnant les équations du système (3.2),

$$\begin{aligned} \dot{S}(t) + \dot{B}_1(t) + \dot{B}_2(t) &= (S_{int} - S)D - \omega_1(S)B_1 - \omega_1(S)B_2 + \omega_1(S)B_1 - DB_1 + \omega_2(S)B_2 - DB_2 \\ &= (S_{int} - S)D - DB_1 - DB_2 \\ &= D(S_{int} - S - B_1 - B_2) \\ &= -D(S + B_1 + B_2 - S_{int}) \end{aligned}$$

Ce qui donne

$$\dot{\Sigma}(t) = -D\Sigma(t)$$

de solution

$$\Sigma(t) = \Sigma(0)e^{-Dt} \quad \text{avec, } \Sigma(0) > 0$$

Dans ce cas, le système (3.2) devient

$$\begin{cases} \dot{\Sigma}(t) = -D\Sigma(t) \\ \dot{B}_1(t) = (\omega_1(S) - D) B_1(t) \\ \dot{B}_2(t) = (\omega_2(S) - D) B_2(t) \end{cases}$$

Nous avons

$$S(t) = \Sigma(t) - B_1(t) - B_2(t) + S_{int}$$

Nous écrivons le modèle (3.2) sous le changement de variable, nous obtenons

$$\begin{cases} \dot{\Sigma}(t) = -D\Sigma(t) \\ \dot{B}_1(t) = [\omega_1(\Sigma(t) - B_1(t) - B_2(t) + S_{int}) - D] B_1(t) \\ \dot{B}_2(t) = [\omega_2(\Sigma(t) - B_1(t) - B_2(t) + S_{int}) - D] B_2(t) \end{cases} \quad (3.3)$$

Or,

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

Nous remplaçons $\Sigma(t)$ par sa limite, d'où le système (3.3) devient

$$\begin{cases} \dot{B}_1(t) = (\omega_1 (S_{int} - B_1(t) - B_2(t)) - D) B_1(t) \\ \dot{B}_2(t) = (\omega_2 (S_{int} - B_1(t) - B_2(t)) - D) B_2(t) \end{cases} \quad (3.4)$$

Calculons les points d'équilibre

Soit le système (3.4)

$$\begin{cases} \dot{B}_1(t) = 0 \\ \dot{B}_2(t) = 0 \end{cases}$$

Ce qui donne

$$\begin{cases} (\omega_1 (S_{int} - B_1(t) - B_2(t)) - D) B_1(t) = 0 \\ (\omega_2 (S_{int} - B_1(t) - B_2(t)) - D) B_2(t) = 0 \end{cases}$$

alors,

$$B_1^* = 0 \quad \text{ou} \quad (\omega_1 (S_{int} - B_1^* - B_2^*) - D) = 0 \quad (i)$$

$$B_2^* = 0 \quad \text{ou} \quad (\omega_2 (S_{int} - B_1^* - B_2^*) - D) = 0 \quad (ii)$$

Donc, le premier point d'équilibre est donné par

$$E_0 = (B_1^*, B_2^*) = (0, 0).$$

Maintenant, nous remplaçons $B_1^* = 0$ dans l'équation (ii), nous trouvons

$$\omega_2 (S_{int} - B_2^*) - D = 0$$

$$S_{int} - B_2^* = \omega_2^{-1} (D)$$

Alors,

$$B_2^* = S_{int} - \omega_2^{-1} (D)$$

Donc, le deuxième point d'équilibre est donné par $E_1 = (B_1^*, B_2^*) = (0, S_{int} - \omega_2^{-1} (D))$.

Par suite, nous remplaçons $B_2^* = 0$ dans l'équation (i), alors

$$\omega_1 (S_{int} - B_1^*) - D = 0$$

$$S_{int} - B_1^* = \omega_1^{-1} (D)$$

Ce qui donne

$$B_1^* = S_{int} - \omega_1^{-1} (D)$$

Par conséquent, le troisième point d'équilibre est donné par $E_2 = (B_1^*, B_2^*) = (S_{int} - \omega_1^{-1} (D), 0)$.

Soit $J_{(B_1, B_2)}$ la matrice jacobienne du (3.4) donné par,

$$J_{(B_1, B_2)} = \begin{pmatrix} -\dot{\omega}_1(N)B_1(t) + \omega_1(N) - D & -\dot{\omega}_1(N)B_1(t) \\ -\dot{\omega}_2(N)B_2(t) & -\dot{\omega}_2(N)B_2(t) + \omega_2(N) - D \end{pmatrix}$$

Avec,

$$N = S_{int} - B_1(t) - B_2(t)$$

Cas 1 : La stabilité du point $E_0 = (0, 0)$.

Soit la matrice J autour du point E_0 donnée par la formule suivante

$$J_{E_0} = \begin{pmatrix} \omega_1(S_{int}) - D & 0 \\ 0 & \omega_2(S_{int}) - D \end{pmatrix}$$

Calculons le déterminant et la trace de J_{E_0}

$$Det(J_{E_0}) = (\omega_1(S_{int}) - D)(\omega_2(S_{int}) - D)$$

Et,

$$Tr(J_{E_0}) = \omega_1(S_{int}) + \omega_2(S_{int}) - 2D$$

Donc, si $\omega_1(S_{int}) > D$ et $\omega_2(S_{int}) < D$ (ou bien $\omega_1(S_{int}) < D$ et $\omega_2(S_{int}) > D$)
Nous trouvons que $Det(J_{E_0}) < 0$.

Par conséquent, le point d'équilibre E_0 est instable (point selle).

D'autre part, si $\omega_i(S_{int}) > D$, avec $i = 1, 2$, donc nous avons

$$Det(J_{E_0}) > 0$$

Et,

$$Tr(J_{E_0}) > 0$$

C'est-à-dire, le point d'équilibre E_0 est instable.

Par suite, Si $\omega_i(S_{int}) < D$, avec $i = 1, 2$, on trouve

$$Det(J_{E_0}) > 0$$

Et,

$$Tr(J_{E_0}) < 0$$

Ce qui donne que le point d'équilibre E_0 est stable.

Cas 2 : La stabilité du point $E_1 = (0, S_{int} - \omega_2^{-1}(D))$.
On a

$$\lambda_2 = \omega_2^{-1}(D)$$

Soit la matrice J autour du point E_1 donnée par la formule suivante,

$$J_{E_1} = \begin{pmatrix} \omega_1(\lambda_2) - D & 0 \\ -\dot{\omega}_2(\lambda_2)(S_{int} - \lambda_2) & \dot{\omega}_2(\lambda_2)(S_{int} - \lambda_2) \end{pmatrix}$$

Nous calculons le déterminant et la trace de J_{E_1} ,

$$Det(J_{E_1}) = \dot{\omega}_2(\lambda_2) (\omega_1(\lambda_2) - D) (S_{int} - \lambda_2)$$

Et,

$$Tr(J_{E_1}) = \omega_1(\lambda_2) - D + \dot{\omega}_2(\lambda_2) (S_{int} - \lambda_2)$$

D'abord, si nous avons $\omega_1(\lambda_2) > D$, donc on trouve

$$Det(J_{E_1}) > 0$$

Et,

$$Tr(J_{E_1}) > 0$$

Alors, le point d'équilibre E_1 est instable.

Maintenant, si $\omega_1(\lambda_2) < D$, alors on trouve que

$$Det(J_{E_1}) < 0$$

D'où, le point d'équilibre E_1 est instable (point selle).

Cas 3 : La stabilité du point $E_2 = (S_{int} - \omega_1^{-1}(D), 0)$

On a,

$$\lambda_1 = \omega_1^{-1}(D)$$

Soit la matrice J autour du point E_2 donnée par la formule suivante

$$J_{E_2} = \begin{pmatrix} -\dot{\omega}_1(\lambda_1)(S_{int} - \lambda_1) & \dot{\omega}_1(\lambda_1)(S_{int} - \lambda_1) \\ 0 & \omega_2(\lambda_1) - D \end{pmatrix}$$

Calculons le déterminant et la trace de J_{E_2} ,

$$Det(J_{E_2}) = -\dot{\omega}_1(\lambda_1)(S_{int} - \lambda_1)(\omega_2(\lambda_1) - D)$$

Et,

$$Tr(J_{E_2}) = -\dot{\omega}_1(\lambda_1)(S_{int} - \lambda_1) + \omega_2(\lambda_1) - D$$

Si $\omega_2(\lambda_1) > D$, donc on trouve que

$$Det(J_{E_2}) < 0$$

Alors, le point d'équilibre E_2 est instable (point selle).

Ainsi, si $\omega_2(\lambda_1) < D$, nous avons

$$Det(J_{E_2}) > 0$$

Et,

$$Tr(J_{E_2}) < 0$$

Alors, le point d'équilibre E_2 est stable.

Nous résumons les trois cas dans le tableau suivant

Points d'équilibre	Stabilité		
E_0	$\omega_1(S_{int}) > D$ et $\omega_2(S_{int}) < D$	$\omega_i(S_{int}) > D$	$\omega_i(S_{int}) < D$
	Instable	Instable	Stable
E_1	$\omega_1(\lambda_2) > D$	$S_{int} < \lambda_2$	$\omega_1(\lambda_2) < D$
	Instable	n'existe pas	Instable
E_2	$\omega_2(\lambda_1) > D$	$S_{int} < \lambda_1$	$\omega_2(\lambda_1) < D$
	Instable	n'existe pas	Stable

TABLE 3.1 – Stabilité des points d'équilibre

3.4 Interprétation

- Si les deux quantités de substrat consommés par les deux micro-organismes λ_1, λ_2 sont plus petit que le substrat initiale S_{int} ; Alors, les deux micro-organismes s'éteignent et le substrat converge vers le substrat initiale.
- Si la quantité du substrat consommé par le premier micro-organisme λ_1 est plus petit que la quantité du substrat consommé par le deuxième micro-organisme λ_2 ; Alors, le premier micro-organisme converge vers $S_{int} - \lambda_1$ et le deuxième s'éteint et le substrat converge vers λ_1 .

3.5 Résultat mathématique pour un modèle de compétition de n espèces

Théorème 3.5.1 Soit $(S(t), B_1(t), \dots, B_n(t))$ la solution de (3.1) avec, les conditions initiales $S_0 \geq 0$, $B_{i_0} > 0$, $i = 1, \dots, n$. Supposons que on a :

$$0 < \lambda_1 < \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_n \leq S_{int} \quad (3.5)$$

Alors,

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) &= \lambda_1, \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} B_1(t) &= (S_{int} - \lambda_1) =: B_1^* > 0, \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} B_i(t) &= 0, \quad i = 2, 3, \dots, n. \end{aligned}$$

Preuve 3.5.1 D'abord, on va réduire la dimension du système en utilisant le principe de réduction ; L'addition des équations du système (3.1) obtenons :

$$\dot{S}(t) + \sum_{k=1}^n \dot{B}_k(t) = D \left(S_{int} - S(t) - \sum_{k=1}^n B_k(t) \right)$$

Posons,

$$\Phi(t) = S(t) + \sum_{k=1}^n B_k(t) - S_{int}$$

Alors, le système (3.1) devient

$$\begin{cases} \dot{\Phi}(t) = -\Phi(t) \\ \dot{B}_i(t) = B_i(t) \left[\omega_i \left(S_{int} + \Phi(t) - \sum_{k=1}^n B_k(t) \right) - D \right] \end{cases}, i = 1, \dots, n \quad (3.6)$$

La première équation du système (3.6) a une solution donné par

$$\Phi(t) = \Phi(0)e^{-t},$$

avec,

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

D'après le Lemme 3.2.1, les solutions de système (3.6) sont positives et bornées, d'où le système (3.6) devient

$$\dot{B}_i(t) = B_i(t) \left[\omega_i \left(S_{int} - \sum_{k=1}^n B_k(t) \right) - D \right], i = 1, \dots, n \quad (3.7)$$

qui est défini sur le domaine suivant

$$\delta = \left\{ (B_1, B_2, \dots, B_n) \in \mathbb{R}_+^n : \sum_{k=1}^n B_k \leq S_{int} \right\}$$

D'abord, nous vérifions que le domaine est positivement invariant, sachant que les hyperplans $B_k = 0$ sont invariants, où il reste à étudier le cas où $\sum_{k=1}^n B_k = S_{int}$, avec $B_k > 0$. Sur ce dernier hyperplan, nous avons

$$\dot{B}_i = B_i [\omega_i(0) - D] = -DB_i < 0$$

D'où, le champ entrant.

Le point $E_2 = (S_{int} - \lambda_1, 0, \dots, 0)$ est un point d'équilibre de (3.7).

On définit :

$$A = \left\{ B \in \delta : \sum_{k=1}^n B_k = S_{int} - \lambda_1 \right\}$$

$$\Delta = \left\{ B \in \delta : \sum_{k=1}^n B_k < S_{int} - \lambda_1 \right\}$$

$$C = \left\{ B \in \delta : \sum_{k=1}^n B_k > S_{int} - \lambda_1 \right\}$$

On va démontrer que si une solution part de C , Alors,

- soit elle reste dans C et converge vers E_2 .
- soit elle rentre dans Δ et restera avant de converger vers E_2 .

Nous commençons par le premier cas :

Supposons que la solution $B(t)$ part de C . Posons la fonction :

$$V(B) = \sum_{k=1}^n B_k$$

On définit dans C comme fonction de Lyapunov (voir chapitre 1 définition de fonction de Lyapunov). Alors, nous avons

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V(B) &= \frac{d}{dt} \left(\sum_{k=1}^n B_k \right) \\ &= \sum_{k=1}^n \frac{d}{dt} B_k \\ &= \sum_{k=1}^n B_k \left[\omega_k \left(S_{int} - \sum_{j=1}^n B_j \right) - D \right] \end{aligned}$$

Rappelons que dans C , nous avons

$$\sum_{j=1}^n B_j > S_{int} - \lambda_1$$

Ce qui implique

$$S_{int} - \sum_{j=1}^n B_j < \lambda_1$$

On a les ω_k sont des fonctions strictement croissantes alors,

$$\omega_k \left(S_{int} - \sum_{j=1}^n B_j \right) < \omega_k(\lambda_1)$$

D'autre part, puisque

$$\lambda_1 < \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_n$$

Donc, $\omega_k(\lambda_1) \leq D$, ce qui donne que $\dot{V}(B) < 0$.

Notons en plus que sur $A \setminus E_2$, $\dot{V}(B) < 0$ et que $\dot{V}(E_2) = 0$.

Ainsi, si on a pas une valeur finie de t pour que $B(t) \in A$.

D'après le principe d'invariance de LaSalle nous avons si $t \rightarrow \infty$ alors $B(t) \rightarrow E_2$.

Nous étudions le deuxième cas :

Supposons que pour une valeur finie de t , $B(t) \in A \setminus E_2$, alors $B(s) \in \Delta$ pour $s > t$.

En particulier, le faite que la solution est rentrée dans Δ elle va rester.

Maintenant, nous considérons $B(t)$ la solution de l'équation (3.7) qui appartient dans Δ pour $t \geq 0$ avec $B_1(0) > 0$. Par exemple, cette solution

$$\dot{B}_1 = B_1 \left[\omega_1 \left(S_{int} - \sum_{k=1}^n B_k \right) - D \right] > B_1(t) (\omega_1(\lambda_1) - D) = 0$$

Donc, $\lim_{t \rightarrow +\infty} B_1(t)$ existe car $B_1(t)$ est croissante et majorée et $B_1(t) > 0$.

Soit $V(B) = -B_1$ dans Δ alors $\dot{V}(B) < 0$ en plus, $\dot{V}(B) = 0$ pour $B \in \Delta \cup A$ si et seulement soit $B \in A$, soit $B \in \Delta$ avec, $B_1 = 0$.

Comme on a l'ensemble $\{B \in \Delta : B_1 = 0\}$ est invariant, l'ensemble ω -limite de $B(0)$ est inclus dans A sachant que $\dot{B}_1 > 0$, $B_1(0) > 0$.

D'après le principe d'invariance de LaSalle, quand $t \rightarrow \infty$ alors $B(t) \rightarrow E_2$.

Annexe

Notion biologique

Dans ce qui suit, nous introduisons quelques termes biologiques (voir [23]).

Population :

Une population est un ensemble d'organisation ou d'individus du même espace vivant dans des conditions définies, et qui ont la capacité de se reproduire; Par exemple, des bactéries cultivées dans une petite soucoupe, des carpes dans un lac ou bien des mouches dans un laboratoire.

Écosystème :

Un écosystème est un système composé d'un ensemble de populations, qui partagent le même habitat.

L'écosystème se base de la méthodologie qui permet de réaliser une relation existant entre des organismes et leur environnement.

Biomasse :

La biomasse mesure la masse totale des organismes vivants dans un écosystème ou un environnement.

Substrat :

Le substrat est un support sur lequel se développe un organisme, micro-organisme inclus; Il est une molécule qui est utilisée comme réactif de départ dans l'interaction catalysée par les enzymes.

Micro-organisme :

Un micro-organisme est un microscopique végétale comme flore ou animale par exemple un microbe ou une bactérie.

Les micro-organismes ne sont pas visible à l'œil nu, ce qui détermine leur taille sont les macro-organismes.

Nutriment :

Les nutriments, ou les éléments nutritifs, sont des produits chimiques qui contenant des composés organique et minéraux nécessaires à l'organisme vivant.
Les nutriments sont des composants dans les aliments qui fournit l'énergie au corps.

Compétition :

La compétition biologique est en présence lorsque deux ou plusieurs être vivants interagissent pour la même ressource.

La compétition peut exister entre des organismes de la même espèce qui dite **intraspécifique** ou ente des membres d'espace différents qui dite **interspécifique** ;
Et que cette interaction peut conduire à la décroissance du taux de croissance de l'une des espèce ou bien les deux espèces.

Bibliographie

- [1] O. BERNARD, La modélisation des systèmes biologiques : Aller-retours le long des fleuves qui circulent entre l'océan du réel et le lac des modèles, thèse de doctorat, Université de Nice-Sophia-Antipolis, 2004.
- [2] G. E. Briggs and J. B. S. Haldane. A note on the kinetics of enzyme action. *Biochemical journal*, 19(2) :338, 1925.
- [3] I. DIDI, Sur l'observation des systèmes non linéaires invariants : Application aux Bioprocédés, thèse de doctorat, Université Aboubekr Belkaid de Tlemcen, 2014.
- [4] Y. Fujimoto, H. Iwamoto, A. Kato, and K. Yamada. Studies on the growth rate of *Chlorella* by continuous cultivation. *Bull. agric. chem. Soc. Japan*, 20 :13–18, 1956.
- [5] J.P. Grover. *Resource Competition*. Chapman and Hall, 1997.
- [6] J.B.S. Haldane. *Enzymes*. 1965 - 235 pages.
- [7] G. Hardin. The competitive exclusion principle. *Science*, 131, (3409) :1292–1297, 1960.
- [8] S.B. Hsu, A Survey of constructing Lyapunov functions for mathematical models in population biology, *Taiwanese Journal of mathematics*, Vol. 9, No. 2 (2005), 151-173.
- [9] S.R. Hansen and S.P. Hubell. Single-nutrient microbial competition : Qualitative agreement between experimental and theoretically forecast outcomes. *Science*, 207, (4438) :1491–1493, 1980.
- [10] G.B. Johnson, P.H. Raven. *Community Ecology*. Ecology and Behavior. McGraw-Hill, Boston, MA. Chapter 25 (2002), 6th Edition.
- [11] Jean-Baptiste Hiriart-Urruty, *Les équations différentielles pour les débutants*, H & K, 2013.
- [12] H. Khalil *nonlinear systems*, Third Edition, Prentice Hall, 2002. ISBN 0-13-0673897.
- [13] J.P. LaSalle, *An invariance principle in the theory of stability*, Center for Dynamical Systems, Brown University, (1966).
- [14] L. Michaelis, M.L. Menten, et al. Die kinetik der invertinwirkung. *Biochem. z*, 49(333-369) :352, 1913.
- [15] J. Monod. *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes*. 1942.

- [16] J. Monod. La technique de culture continue : théorie et applications. Ann. Inst. Pasteur,79 :390–410, 1950.
- [17] H. Moser. The dynamics of bacterial populations maintained in the chemostat. 1958.
- [18] J.D.Murray. Mathematical biology. Springer, 2002.
- [19] A. Novick and L. Szilard. Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria. Proc. Nat. Acad. Sci., 36 :708–719, 1950.
- [20] Smith et Waltman, The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition, Cambridge University Press, 1995.
- [21] B. Tang, A. Sittomer, and T. Jackson. Population dynamics and competition in chemostat models with adaptative nutrient uptake. J. Math. Biol., 35 :453–479, 1997. 46
- [22] S. Wiggins, introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos, Springer (1990) 193-210.
- [23] [www.aquaportail.com definition-4545-dynamique-des-populations.html](http://www.aquaportail.com/definition-4545-dynamique-des-populations.html)