Le modèle du gradostat

3.1 Introduction

3.1.1 Présentation du modèle

Dans ce chapitre, un nouveau modèle est introduit, qui permet de rendre de compte de phénomènes de spatialisation : le modèle dit du gradostat. Seul le gradostat avec une seule espèce de micro-organismes sera considéré, il s'agit donc d'une extension du modèle du chemostat mono-espèce vu au Chapitre 1.



FIGURE 3.1 – Schéma de principe du gradostat "général"

Contrairement au chemostat *classique* dans lequel un seul réservoir supposé homogène est considéré, le gradostat comporte plusieurs réservoirs, chacun d'entre eux étant supposé homogène. Ces réservoirs sont reliés entre eux pour constituer un réseau, et des phénomènes de diffusion peuvent également avoir lieu entre les réservoirs, comme cela est illustré Figure 3.1 (les flèches représentant les débits étant représentées en bleu et celles représentant la diffusion en rouge).

L'intérêt de ce modèle est double : selon l'agencement des réservoirs, il permet d'une part de prendre en compte des disparités spatiales dans les concentrations sans avoir besoin d'utiliser des modèles plus complexes d'équations aux dérivées partielles. Par exemple, plusieurs compartiments en série peuvent modéliser un gradient (discretisé) de la concentration en substrat dans une direction. C'est d'ailleurs pour étudier la croissance d'une population de bactéries soumises à un gradient de ressources qu'il a été initialement mis au point par Lovitt et Wimpenny [21]. Plus généralement, il permet une représentation simplifiée d'hétérogénéités dans un milieu complexe (porosité, brassage imparfait,...). D'autre part, il permet de représenter une gamme plus riche de dispositifs de dépollution, ouvrant la voie à une étude mathématique des performances en dépollution qui tient compte de la disposition spatiale du ou des réservoirs [14, 15].



FIGURE 3.2 – Deux réservoirs en série

On introduit tout d'abord un modèle très général à n réservoirs, dans le cas non-autonome. Pour $i \in \{1, ..., n\}$, on note x_i , respectivement s_i , la concentration en micro-organisme, respectivement en substrat, du réservoir i. L'espèce de microorganismes présente est caractérisée par la fonction de croissance $\mu(.,.)$. On introduit également V_i le volume du réservoir i. Enfin, on notera $X = (x_1, ..., x_n)^T$ et $S = (s_1, ..., s_n)^T$ les vecteurs représentant les concentrations en micro-organismes en en substrat. On a alors la dynamique

$$\begin{cases} \dot{S} = -\frac{1}{Y} \operatorname{diag} \{(\mu(s_i, x_i))_i\} X + M(t)S + E(t)S^{in}, \\ \dot{X} = \operatorname{diag} \{(\mu(s_i, x_i))_i\} X + M(t)X + E(t)X^{in}. \end{cases}$$
(3.1)

Dans le système (3.1), le vecteur X^{in} , respectivement S^{in} , représente d'éventuels apports externes de micro-organismes, respectivement de substrat. De la même façon que pour le modèle du chemostat, le rendement Y peut être choisi égal à 1 sans perte de généralité. La matrice M représente les termes d'échanges entre les réservoirs, et la matrice E les termes d'apport externes. Pour expliciter leurs coefficients, on introduit les notations suivantes pour tout $i, k \in \{1, ..., n\}$:

- $Q_i^{in}(.)$ est T-périodique et à valeurs positives et représente le débit d'entrée depuis l'extérieur vers le réservoir i,
- $Q_i^{out}(.)$ est T-périodique et à valeurs positives et représente le débit de sortie vers l'extérieur depuis le réservoir i,

— $Q_{ik}(.)$ est T-périodique et à valeurs positives et représente le débit depuis le réservoir i vers le réservoir k,

 $d_{ik} = d_{ki} \ge 0$ est le coefficient de diffusion entre les réservoirs i et k. Avec ces notations, on peut écrire la matrice E(t) sous la forme suivante :

$$E(t) = \text{diag}\left\{\left(\frac{Q_i^{in}(t)}{V_i}\right)_i\right\}$$

La matrice M est définie coefficient par coefficient par

$$M_{ij}(t) = \begin{cases} -\frac{1}{V_i} \left(\sum_{k \neq i} Q_{ik}(t) + d_{ik} + Q_i^{out}(t) \right) & \text{si } i = j_i \\ \frac{1}{V_i} (Q_{ji}(t) + d_{ij}) & \text{si } i \neq j_i \end{cases}$$

3.1.2 Modélisation du gradostat et hypothèses

On va d'abord supposer que les débits en entrée et en sortie sont identiques en chacun des réservoirs du gradostat. Cette hypothèse est très standard dans le modèle du gradostat. Autrement dit, on suppose que pour tout réservoir i, la loi de Kirchoff est vérifiée pour tout temps t:

$$\sum_{k \neq i} Q_{ik}(t) + Q_i^{out}(t) = \sum_{j \neq i} Q_{ji}(t) + Q_i^{in}(t), \forall i \in \{1, ..., n\}.$$
(3.2)

Depuis le premier modèle de gradostat, qui était en série, de nombreux autres types de réseaux ont été utilisés, qui ne partagent pas tous les mêmes propriétés. L'objectif de cette section est donc de situer le modèle employé dans ce travail par rapport à d'autres possibilités.

Tout d'abord, une propriété importante du modèle du gradostat et commune aux deux modèles qui sont comparés ici est la coopérativité du système (3.1) [17, 18]. La relation d'ordre naturelle de \mathbb{R}^n sera donc préservée par la dynamique.

On va maintenant écrire les hypothèses sur la structure du réseau que forme le gradostat. En particulier, on introduit deux ensembles qui représentent les réservoirs directement connectés à l'entrée et ceux directement connectés à la sortie.

$$I = \{i \in \{1, ..., n\}, \text{ tels que } Q_i^{in} \neq 0\},\$$
$$O = \{i \in \{1, ..., n\}, \text{ tels que } Q_i^{out} \neq 0\}.$$

On dit qu'il existe un chemin permanent entre les réservoirs i et j s'il existe k > 0, et $(i_l)_{0 \le l \le k}$ tels que $i_0 = i$, $i_k = j$ et $M(t)_{i_l,i_{l+1}} > 0$ pour tout $t \in [0,T]$. On dit de même qu'il existe un chemin intermittent entre les réservoirs i et j s'il existe un ensemble de mesure non-nulle $I_T \subset [0,T]$ tel qu'il existe k > 0, et $(i_l)_{0 \le l \le k}$ tels que $i_0 = i$, $i_k = j$ et $M(t)_{i_l,i_{l+1}} > 0$ pour tout $t \in I_T$.

Dans les travaux [29, 27], le modèle considéré ne prend pas en compte explicitement les phénomènes de diffusion, seuls apparaissent des débits, mais demande l'irréductibilité de la matrice d'incidence du graphe représentant les connexions entre les réservoirs, c'est-à-dire que pour tout $i, j \in \{1, ..., n\}$ distincts, il existe un chemin permanent entre i et j. Cela signifie qu'un flux de substrat peut "remonter" le gradostat dans n'importe quelle direction.

Dans notre modèle, on demande seulement à avoir une hypothèse qui assure que chaque réservoir débouche sur une sortie, éventuellement via l'intermédiaire d'autres réservoirs. Autrement dit, on demande que tout élément de I soit relié à un élément de O par un chemin intermittent. De ce point de vue, les hypothèses prises dans ce travail sont donc relativement faibles.

Enfin, on va supposer que les vecteurs X^{in} et S^{in} sont de la forme

$$X^{in} = x^{in} \mathbb{1}, \quad S^{in} = s^{in} \mathbb{1},$$
 (3.3)

où $1 = (1, ..., 1)^T$ et $x^{in}, s^{in} \ge 0$.

Cette hypothèse n'est pas faite dans [27], et constitue une extension de l'hypothèse analogue faite dans les chapitres précédents. Son rôle sera discuté dans la section suivante.

On introduit la variable Z = S + X, qui représente la masse totale présente dans chaque compartiment. On a alors la dynamique

$$\dot{Z} = M(t)Z + E(t)Z^{in}, \qquad (3.4)$$

où $Z^{in} = S^{in} + X^{in} = z^{in} \mathbb{1}$, avec $z^{in} = s^{in} + x^{in}$. On introduit également la variable $\tilde{Z} = Z - Z^{in}$.

Lemme 13. La variable \tilde{Z} suit la dynamique

$$\dot{\tilde{Z}} = M(t)\tilde{Z}.$$
(3.5)

Démonstration. Soit $t \ge 0$, on commence par calculer $M(t)Z^{in}$. Soit $1 \le i \le n$.

$$(M(t)Z^{in})_i = \sum_j M_{ij}(t)z^{in},$$

$$= \frac{z^{in}}{V_i} \left(\sum_{j \neq i} (Q_{ji}(t) + d_{ij}) - \sum_{k \neq i} (Q_{ik}(t) + d_{ik}) - Q_i^{out}(t) \right),$$

$$= -\frac{Q_i^{in}(t)}{V_i} z^{in}, \text{ d'après la loi de Kirchoff (3.2),}$$

$$= -E(t)Z^{in}.$$

Ainsi, avec (3.4), on a

$$\dot{\tilde{Z}} = M(t)Z + E(t)Z^{in},$$
$$= M(t)(Z - Z^{in}),$$

ce qui conclut le résultat.

Une question naturelle à ce stade est de savoir si 0 est asymptotiquement stable pour la dynamique (3.5). Dans le cas autonome, la structure de M permet d'obtenir un tel résultat en montrant qu'elle est Hurwicz. Dans notre cas, les débits sont autorisés à s'annuler momentanément, ce qui rend difficile l'application de ces résultats.

3.2 Une configuration particulière

Dans cette section, on considère une configuration de n réservoirs en série, avec pour chaque réservoir un débit d'entrée et de sortie.

3.2.1 Modélisation et intérêt

Cette configuration représente n réservoirs les uns à la suite des autres, le réservoir i se déversant dans le réservoir i + 1. On ne considère pas d'éventuels phénomènes de diffusion entre réservoirs dans ce modèle. Ainsi, chaque réservoir est indépendant de tous les autres, sauf de celui qui le précède. On peut également remarquer que le premier réservoir se comporte exactement comme un chemostat classique à un réservoir.

La concentration en substrat dans le réservoir i suit alors la dynamique suivante :

$$\dot{s}_{i} = \frac{1}{V_{i}} \Big(Q_{i}^{in}(t) s_{in} + Q_{i-1,i}(t) s_{i-1} - Q_{i}^{out}(t) s_{i} - Q_{i,i+1}(t) s_{i} \Big) - \mu(s_{i})(s_{in} - s_{i}), \quad \forall 1 \le i \le n. \quad (3.6)$$

Pour pouvoir écrire la dynamique sous cette forme, on pose par convention que $s_0(.) \equiv 0$, ou bien que $Q_{0,1}(.) \equiv 0$. De plus, on a $Q_{n,n+1}(.) \equiv 0$.

On peut alors écrire la dynamique générale pour $S = (s_1, ..., s_n)^T$ sous la même forme que (3.1): $\dot{S} = M(t)S + E(t)S^{in} - \text{diag} \{(\mu(s_i)(s_{in} - s_i))_i\}$. Le terme M(t)est très différent par rapport à l'équation (3.1). En effet, il n'y a plus de termes de diffusion et admet une structure triangulaire inférieure particulière :

$$(M(t))_{ij} = \begin{cases} -\frac{Q_{i,i+1}(t) + Q_i^{out}(t)}{V_i} & \text{si } i = j, \\ \frac{Q_{i-1,i}(t)}{V_i} & \text{si } j = i-1, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$
(3.7)

Cette structure reflète le caractère "cascade" du système envisagé. Cette structure est assez riche : en ajoutant une entrée et une sortie à chaque réacteur, elle généralise le gradostat en série de la Figure **??**, qui est déjà un modèle particulièrement étudié [14], mais aussi le gradostat en parallèle sans diffusion, en ajoutant éventuellement un transport unilatéral.

On peut remarquer que la diffusion n'apparaît pas dans ce modèle. En effet, la diffusion n'est pas un processus unilatéral et casse la structure triangulaire de (3.7).



FIGURE 3.3 – n réservoirs en série, avec entrée et sortie

3.2.2 Un résultat de réduction de dimension

Dans le modèle du chemostat simple, on pouvait écrire asymptotiquement la dynamique uniquement en l'une des deux variables, car le système tendait vers la variété $s + x = s_{in}$. Un résultat analogue est prouvé dans cette section.

Proposition 30. Pour tout $1 \le i \le n$, on a :

$$\lim_{t \to +\infty} (s_i + x_i)(t) = s^{in} + x^{in}.$$

Démonstration. Pour tout $1 \leq i \leq n$, on a

$$\dot{Z}_{i} = \frac{1}{V_{i}} \left(Q_{i}^{in}(t) z^{in} + Q_{i-1,i}(t) Z_{i-1} - Q_{i}(t) Z_{i} \right).$$

On va montrer le résultat par itérations dans chaque réservoir. Comme le premier réservoir se comporte comme le chemostat classique, on a

$$\lim_{t \to +\infty} Z_1(t) = z^{in}.$$

Supposons maintenant que $Z_{i-1}(.) \equiv z^{in}$, la dynamique dans le réservoir *i* s'écrit alors

$$\dot{Z}_i = \frac{Q_i(t)}{V_i} \left(Z_i - z^{in} \right).$$

On reconnaît la dynamique du chemostat classique, on a donc

$$\lim_{t \to +\infty} Z_i(t) = z^{in}$$

Comme les trajectoires sont bornées, on a bien le résultat.

Remarque 27. Dans [27], l'hypothèse d'irréductibilité est utilisée pour montrer que Z(.) converge vers une solution périodique positive. Dans notre modèle, cette hypothèse d'irréductibilité est relâchée en une hypothèse de connexion à la sortie, qui ne permet pas a priori de conclure, et en rajoutant l'hypothèse (3.3), on peut finalement aboutir à un résultat plus précis que celui de [27].

3.2.3 Unicité des solutions périodiques

On prouve dans cette section un résultat d'unicité des solutions périodiques pour le modèles (3.6). Ce résultat ne repose pas sur des hypothèses de concavité de la dynamique, mais sur la structure en cascade du système. On échange donc en quelque sorte des hypothèses sur la fonction de croissance par des hypothèses sur le réseau lié au gradostat.

Définition 17. On appelle débit passant pour le réservoir i la quantité

$$Q_i(t) = Q_i^{in}(t) + Q_{i-1,i}(t) = Q_i^{out} + Q_{i,i+1}(t).$$

La deuxième égalité est garantie par la loi de Kirchoff (3.2).

On montre maintenant deux lemmes qui serviront pour prouver les résultats principaux de cette section.

Lemme 14. L'ensemble $(0, s_{in})^n$ est invariant par la dynamique (3.6).

Démonstration. On prouve ce résultat par récurrence. Comme la concentration s_1 suit la dynamique du chemostat classique, on sait que $(0, s_{in})$ est invariant pour la dynamique suivie par s_1 .

Soit $2 \le i \le n$, tel que $(0, s_{in})$ est invariant pour la dynamique suivie par s_{i-1} . On a alors

$$\dot{s}_i \le \left(\frac{Q_i(t)}{V_i} - \mu(s_i)\right)(s_{in} - s_i),$$

d'où le résultat en reconnaissant la dynamique du chemostat à une espèce standard. $\hfill\square$

Lemme 15. Soit $i \ge 2$ et $s_i(.)$ une solution T-périodique de (3.6). Alors

$$\int_0^T \left(\frac{Q_i(t)}{V_i} - \mu(s_i(t)) - \frac{Q_i(t)}{V_i} \frac{s_{in} - s_{i-1}(t)}{s_{in} - s_i(t)} \right) dt = 0,$$

Thomas Guilmeau - Rapport non-confidentiel

Démonstration. Avec le débit passant $Q_i(t) = Q_i^{in}(t) + Q_{i-1,i}(t) = Q_i^{out}(t) + Q_{i,i+1}(t)$ on peut réécrire la dynamique de s_i sous la forme

$$\dot{s}_{i} = \left(\frac{Q_{i}(t)}{V_{i}} - \mu(s_{i}(t)) - \frac{Q_{i}(t)}{V_{i}}\frac{s_{in} - s_{i-1}(t)}{s_{in} - s_{i}(t)}\right)(s_{in} - s_{i}(t)).$$

En effet, l'ensemble $(0, s_{in})$ est invariant par la dynamique. Ici, le terme en s_{i-1} est interprété comme un terme source $s_{i-1}(.)$ fixé.

Comme s_i est T-périodique, la quantité $\xi_i = \log(s_{in} - s_i)$ l'est aussi et en intégrant $\dot{\xi}_i$ sur [0, T], on obtient

$$\int_0^T \left(\frac{Q_i(t)}{V_i} - \nu(s_i(t)) - \frac{Q_i(t)}{V_i} \frac{s_{in} - s_{i-1}(t)}{s_{in} - s_i(t)} \right) dt = 0.$$

Remarque 28. On avait déjà un résultat analogue pour le chemostat à une espèce (Lemme 1). La seule différence ici est la présence d'un terme supplémentaire lié au réservoir précédent.

Pour la suite du développement, on définit l'application $f : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ par $f(t,S) = M(t)S + E(t)S^{in} - \text{diag} \{(\mu(s_i)(s_in - s_i))_i\}$. On a donc $\dot{S} = f(t,S)$. On introduit également $P : [0, s_{in}] \to [0, s_{in}]$ l'application de Poincaré liée à ce système. Enfin, pour $S_0 \in [0, s_{in}]^n$, on note $S(., S_0)$ la solution de (3.6) vérifiant $S(0, S_0) = S_0$.

On rappelle également que la dérivée de l'application de Poincaré en un point S_0 est définie par $P'(S_0) = \Phi(T)$, où $\Phi(.)$ est une solution fondamentale de l'équation de sensibilité

$$\begin{cases} \dot{\Phi} = \left(\frac{\partial f}{\partial S}(t, S(t, s_0))\right) \Phi, \\ \Phi(0) = Id_n. \end{cases}$$

La matrice $\frac{\partial f}{\partial S}(t, S(t, s_0))$ s'écrit

$$\frac{\partial f}{\partial S}(t, S(t, s_0)) = \begin{pmatrix} d_1(t) & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ a_{2,1}(t) & d_2(t) & \ddots & & \vdots \\ a_{3,1}(t) & a_{3,2}(t) & d_3(t) & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & 0 \\ a_{n1}(t) & \cdots & \cdots & \cdots & a_{n,n-1}(t) & d_n(t) \end{pmatrix}$$
(3.8)

où pour tout $1 \le i \le n$, on a

$$d_i(t) = -\frac{Q_i(t)}{V_i} - \mu'(s_i)(s_{in} - s_i) + \mu(s_i).$$

On constate que cette matrice est sous-diagonale. C'est cette structure qui va permettre de montrer l'unicité de solutions périodiques, en permettant de calculer explicitement les coefficients de Floquet associés à un point fixe de P. On pourra alors montrer que tout point fixe de P dans $(0, s_{in})^n$ est stable, ce qui permettra d'établir l'unicité d'un éventuel point fixe de P.

Lemme 16. S'il existe $\bar{S} \in (0, s_{in})^n$, tel que $P(\bar{S}) = \bar{S}$. Alors \bar{S} est unique.

Démonstration. Soit $\Phi(.)$ une solution de

$$\begin{cases} \dot{\Phi} = \left(\frac{\partial f}{\partial S}(t, S(t, \bar{S}))\right) \Phi, \\ \Phi(0) = Id_n. \end{cases}$$

Alors pour tout $t \ge 0$, on a

$$\Phi(t) = \begin{pmatrix} k_1(t) & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ b_{2,1}(t) & k_2(t) & \ddots & & \vdots \\ b_{3,1}(t) & a_{3,2}(t) & k_3(t) & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & 0 \\ b_{n1}(t) & \cdots & \cdots & \cdots & b_{n,n-1}(t) & k_n(t) \end{pmatrix}$$

où pour tout $1 \le i \le n$, $k_i(t) = \exp\left(\int_0^t d_i(\tau)d\tau\right)$. Donc $k_i(t) > 0$.

Par ailleurs, les valeurs propres de $\Phi(T)$ sont les coefficients de Floquet liés à la solution $S(., \overline{S})$, on peut donc les calculer explicitement. En particulier, pour $1 \le i \le n$, on a

$$k_i(T) = \exp\left(\int_0^T d_i(\tau)d\tau\right),$$

= $\exp\left(\int_0^T \left(-\frac{Q_i(\tau)}{V_i} - \mu'(s_i(t))(s_{in} - s_i) + \mu(s_i(t))\right)d\tau\right),$
= $\exp\left(\int_0^T \left(-\mu'(s_i(t))(s_{in} - s_i(t)) - \frac{Q_i(\tau)}{V_i}\frac{s_{in} - s_{i-1}}{s_{in} - s_i(t)}\right)d\tau\right),$ d'après le Lemme 15.

On en déduit que toutes les valeurs propres de $\Phi(T)$ sont à valeurs propres de module strictement inférieurs à 1. On en déduit donc de la théorie de Floquet que la solution $S(., \bar{S})$ est uniformément asymptotiquement stable. On en déduit l'unicité, car P ne peut pas admettre deux équilibres uniformément asymptotiquement stables sans au moins un équilibre instable pour les séparer, ce qui est rendu impossible par ce résultat.

Il reste maintenant à prouver qu'un tel point fixe existe.

Lemme 17. L'application de Poincaré admet un point fixe dans $(0, s_{in})^n$.

Démonstration. On considère la dynamique

$$\dot{s} = \frac{1}{V} \Big(Q^{in}(t) s_{in} + Q_{>} s_{-}(t) - Q(t) s \Big) - \mu(s) (s_{in} - s), \tag{3.9}$$

où pour tout t, on a

$$\begin{cases} Q^{in}(t) + Q_{>}(t) = Q(t), \\ s_{-}(t) \in (0, s_{in}). \end{cases}$$

Cette dynamique représente la concentration en substrat dans un réservoir, en considérant le substrat issu du réservoir précédent comme un terme source $s_{-}(.)$.

D'après le Lemme 14, la dynamique (3.9) laisse $(0, s_{in})$ invariant.

On introduit $P_r : [0, s_{in}] \longrightarrow [0, s_{in}]$ l'application de Poincarré associée à la dynamique considérée. On a les deux inégalités

$$-P_r(0) > 0,$$

 $- P_r(s_{in}) < s_{in}.$

Par continuité de P_r , on peut déduire par le théorème des valeurs intermédiaires qu'il existe $\bar{s} \in (0, s_{in})$ tel que $P_r(\bar{s}) = \bar{s}$.

Comme ce résultat est indépendant du choix du terme source $s_{-}(.)$, on peut mener ce raisonnement itérativement dans chaque réservoir, et ainsi obtenir le résultat.

Les deux propositions précédentes servent à établir l'unicité et l'existence d'un point fixe de P dans $(0, s_{in})^n$. On peut maintenant écrire le résultat principal de cette section, dont la preuve repose sur les deux résultats précédents.

Proposition 31. Le système (3.6) admet une unique solution périodique dans $(0, s_{in})^n$ qui est uniformément asymptotiquement stable.