

# ***Modélisation et analyse mathématiques pour les écosystèmes microbiens : approche par les systèmes dynamiques***

**Miled El Hajji**

Projet MERE UMR MISTEA, INRA Montpellier & UMR MSE, INRA Dijon

Thèse dirigée par

**Alain Rapaport & Lionel Ranjard**

# Plan de l'exposé



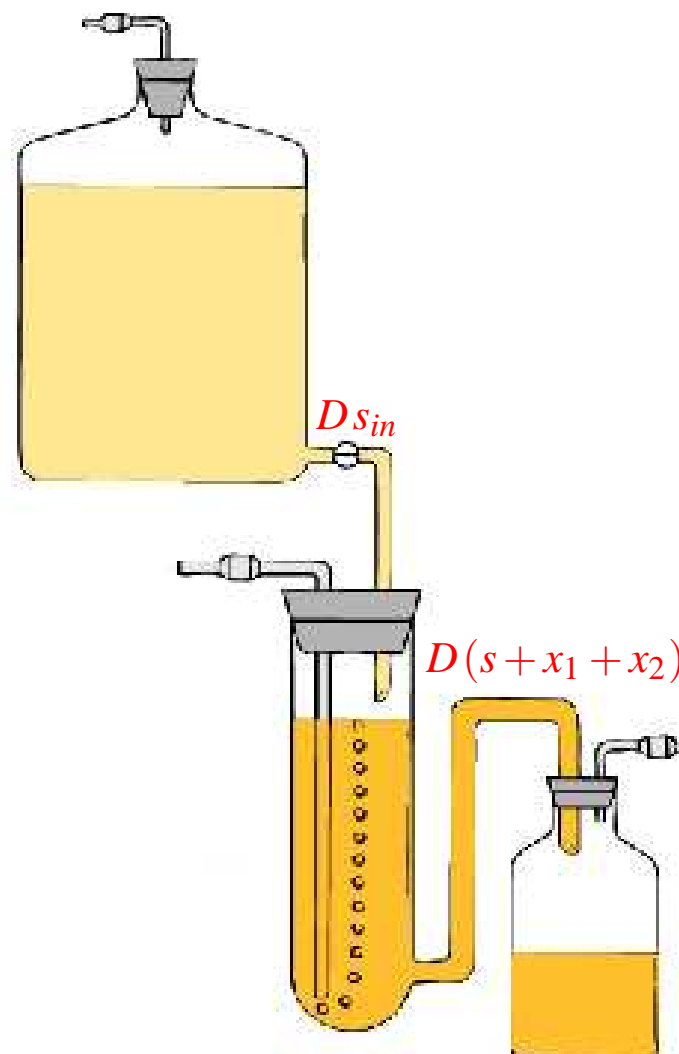
## I : Culture en continu

- Principe d'exclusion compétitive
- Caractérisation lent-rapide expliquant la coexistence pratique
- Quelques approches expliquant la coexistence asymptotique

## II : Culture en batch

- Modèle pour recyclage de nutriment
- Validité du principe d'exclusion compétitive
- Questions d'observabilité

# Le chemostat



# Modèle mathématique



$$\begin{cases} \dot{s} = D(s_{in} - s) - \mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2 \\ \dot{x}_1 = \mu_1(s)x_1 - Dx_1 \\ \dot{x}_2 = \mu_2(s)x_2 - Dx_2 \end{cases} \quad (1)$$

A1.  $\mu_1, \mu_2 : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ , de classe  $\mathcal{C}^1$

A2.  $\mu_1(0) = 0, \quad \mu_2(0) = 0$

A3.  $\mu_1'(s) > 0, \quad \mu_2'(s) > 0, \quad \forall s \in \mathbb{R}_+$

A4.  $\mu_i(s_{in}) > D, \quad i = 1, 2$



## Proposition 1

1. *Pour toute condition initiale dans  $\mathbb{R}_+^3$ , la solution de (1) a des composantes positives, bornées, et donc, définie  $\forall t \geq 0$*
2.  $\Omega = \{(s, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 / s + x_1 + x_2 = s_{in}\}$  *est positivement invariant et attracteur de toutes les solutions du système (1)*

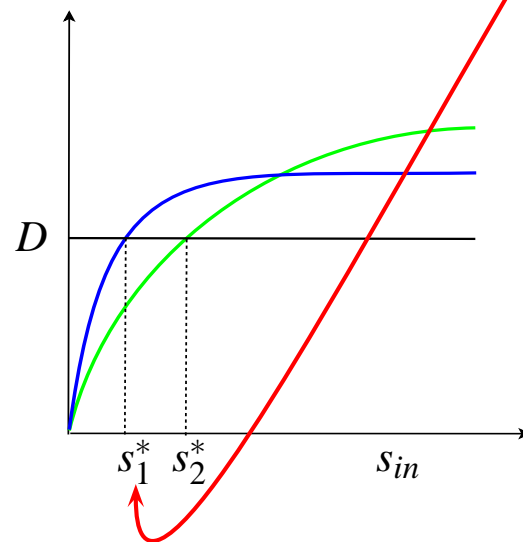
# Principe d'exclusion compétitive

$$\mu_1(s_1^*) = \mu_2(s_2^*) = D$$

**Proposition 2** *L'équilibre GAS sur l'orthant positif est*

$$-E1 = (s_1^*, s_{in} - s_1^*, 0) \quad \text{si} \quad s_1^* < s_2^*$$

$$-E2 = (s_2^*, 0, s_{in} - s_2^*) \quad \text{si} \quad s_2^* < s_1^*$$



## Fonction de Lyapunov

**Proposition 3** *Supposons que  $s_1^* < \min(s_2^*, s_{in})$ . pour tout  $\bar{s} \geq s_{in}$ , l'ensemble  $\mathcal{M} = \left\{ (s, x_1, x_2) \in [0, \bar{s}] \times \mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+ \right\}$  est positivement invariant, et la fonction*

$$\begin{aligned}
 V(s, x_1, x_2) = & \max\left(1, \frac{\mu_1(\bar{s}) - D}{D}\right) \mu_2(s_1^*) |s + x_1 + x_2 - s_{in}| \\
 & + (D - \mu_2(s_1^*)) \left\{ x_1 - (s_{in} - s_1^*) \left(1 + \log\left(\frac{x_1}{s_{in} - s_1^*}\right)\right) \right\} \\
 & + \int_{s_1^*}^s (\mu_1(\sigma) - D) d\sigma
 \end{aligned}$$

*est décroissante le long des trajectoires de (1) sur  $\mathcal{M}$ . En outre,  $E_1$  est GAS sur  $\mathcal{M}$ .*

## Cas non générique



Supposons que  $s_1^* = s_2^* = s^* / \mu_1'(s^*) > \mu_2'(s^*)$ . Soient

$$D^* = \mu_i(s^*) \text{ et } \mathcal{S}(D^*) = \left\{ (s^*, x_1^*, x_2^*) \in \mathbb{R}_+^3 / s^* + x_1^* + x_2^* = s_{in} \right\}$$

**Proposition 4** *Pour toute condition initiale sur l'orthant positive telle que  $x_1(0) > 0$  et  $x_2(0) > 0$ , on a*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (s(t), x_1(t), x_2(t)) = (s^*, x_1^*, x_2^*), \quad x_1^* > 0, x_2^* > 0$$

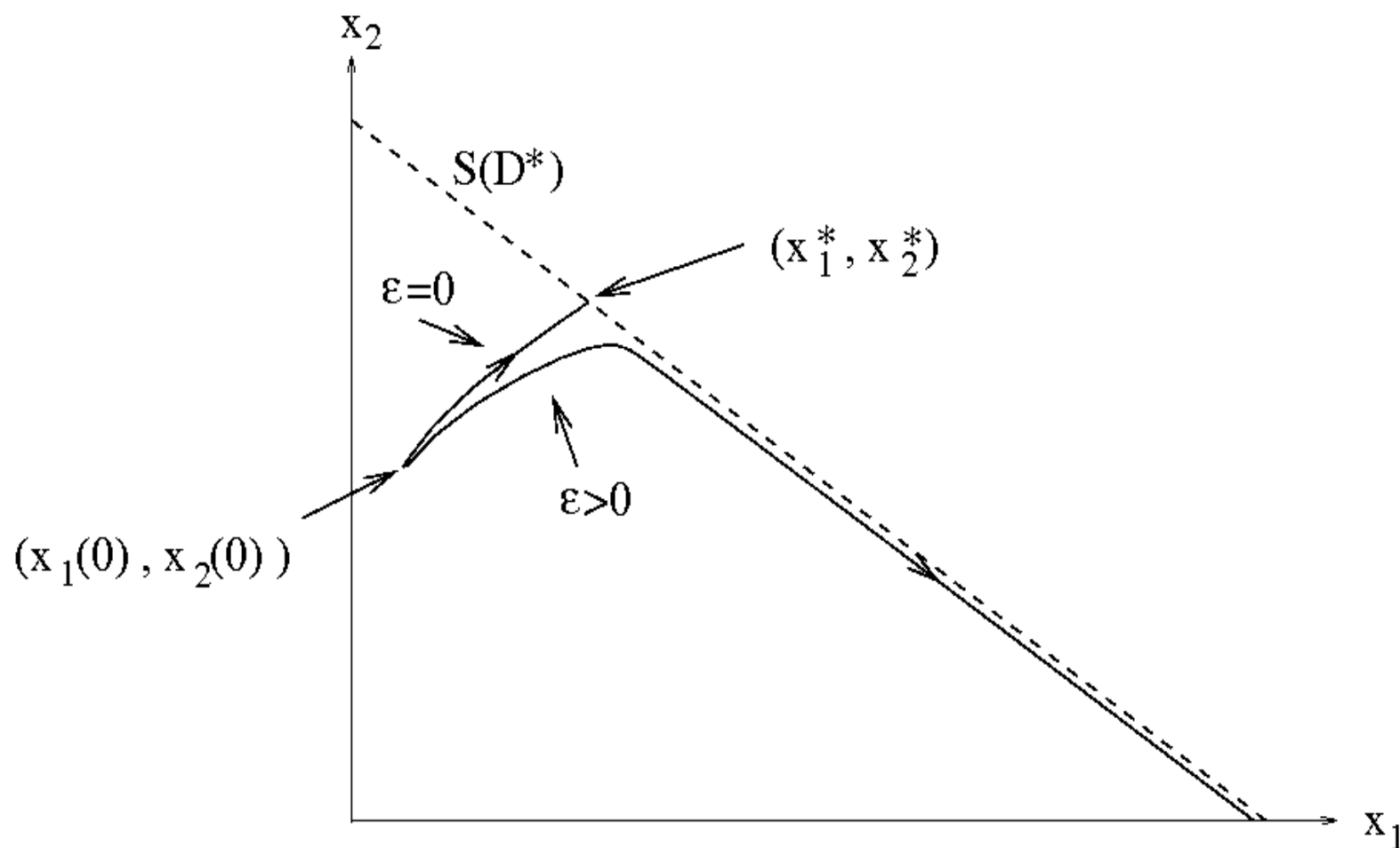
*La solution de (1) converge asymptotiquement vers  $\mathcal{S}(D^*)$*



# Perturbation singulière



$$\mathbf{D} = \mathbf{D}^* + \varepsilon$$



## Forme non Tikhonov

$$b = x_1 + x_2, \quad p = \frac{x_1}{b} \quad \text{et} \quad \tilde{\mu}(s, p) = p \mu_1(s) + (1 - p) \mu_2(s)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p} = p(1 - p) (\mu_1(s) - \mu_2(s)) \\ \dot{s} = D^*(s_{in} - s) - \tilde{\mu}(s, p) b + \varepsilon (\mathbf{S}_{in} - \mathbf{S}) \\ \dot{b} = (\tilde{\mu}(s, p) - D^*) b - \varepsilon \mathbf{b} \end{array} \right.$$

$$0 < p(0) < 1, \quad 0 \leq s(0) \quad \text{et} \quad 0 < b(0)$$

## Caractérisation lent-rapide

$$\dot{\xi} = F(\xi, \varepsilon),$$

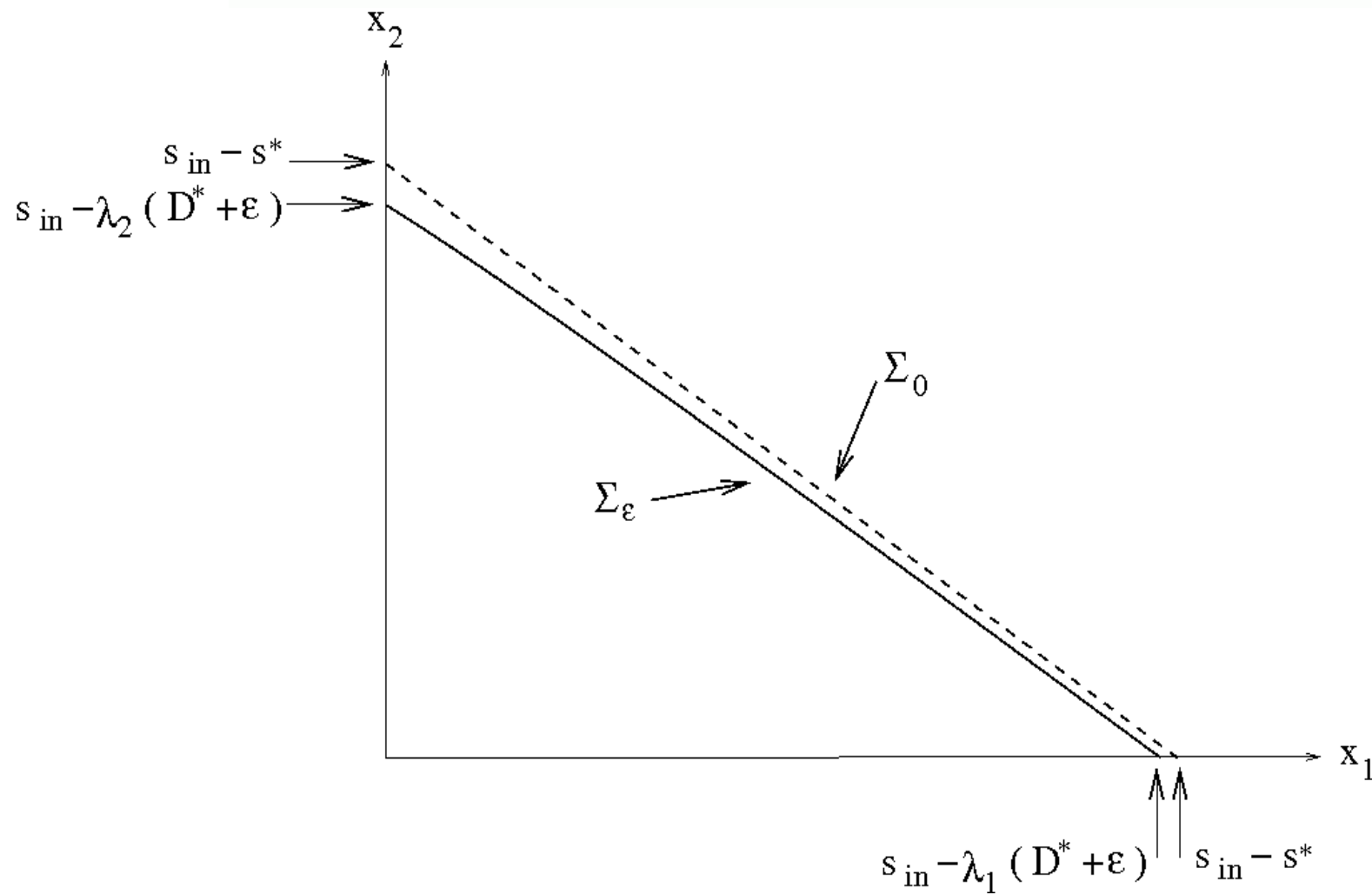
Par application de l'approche de Fenichel à la dynamique

"augmentée" dans  $\mathbb{R}^4$  :  $\begin{cases} \dot{\xi} &= F(\xi, \varepsilon) \\ \dot{\varepsilon} &= 0 \end{cases}$  on obtient

**Proposition 5**  $\exists \varepsilon_0 > 0$  et un voisinage  $\mathcal{V}_0$  de  $\mathcal{S}(D^*)$ ;  
 $\forall \varepsilon \in (-\varepsilon_0, \varepsilon_0)$ , il existe une variété 1D invariante  $\Sigma_\varepsilon \subset \mathcal{V}_0$ .  
 Ainsi,  $\forall \xi_0, b(0) > 0$  et  $\varepsilon$  suffisamment petit,  $\exists \bar{\sigma}_\varepsilon \in \Sigma_\varepsilon$  et  
 $M_\varepsilon < +\infty$ ;

$$\left\| \xi(\bar{\sigma}_\varepsilon, \varepsilon, t) - \xi(\xi_0, \varepsilon, t) \right\| \leq M_\varepsilon e^{-kt} \left\| \bar{\sigma}_\varepsilon - \xi_0 \right\|, \quad \forall t \geq 0$$

# La variété invariante



## Caractérisation en lent-rapide

**Proposition 6** *Une approximation d'ordre  $\varepsilon$  de la variété  $\Sigma_\varepsilon$  est*

$$\tilde{\Sigma}_\varepsilon = \left\{ \left( \begin{array}{c} s^* + \frac{\varepsilon}{p\mu'_1(s^*) + (1-p)\mu'_2(s^*)} \\ s_{in} - s^* - \frac{\varepsilon}{p\mu'_1(s^*) + (1-p)\mu'_2(s^*)} \\ p \end{array} \right) / p \in [0, 1] \right\}$$

*L'approximation d'ordre  $\varepsilon$  de la dynamique restreinte à  $\Sigma_\varepsilon$  est*

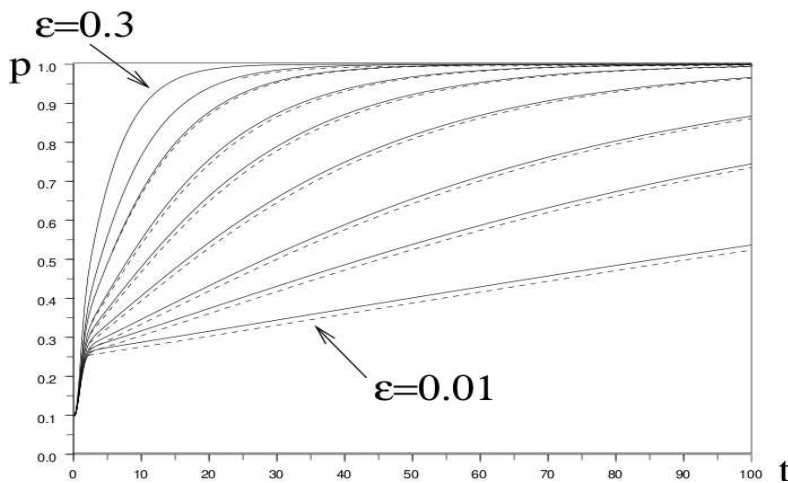
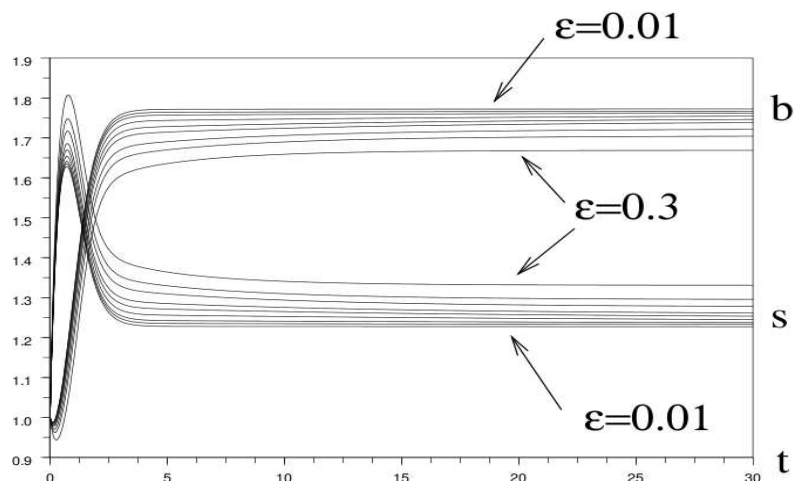
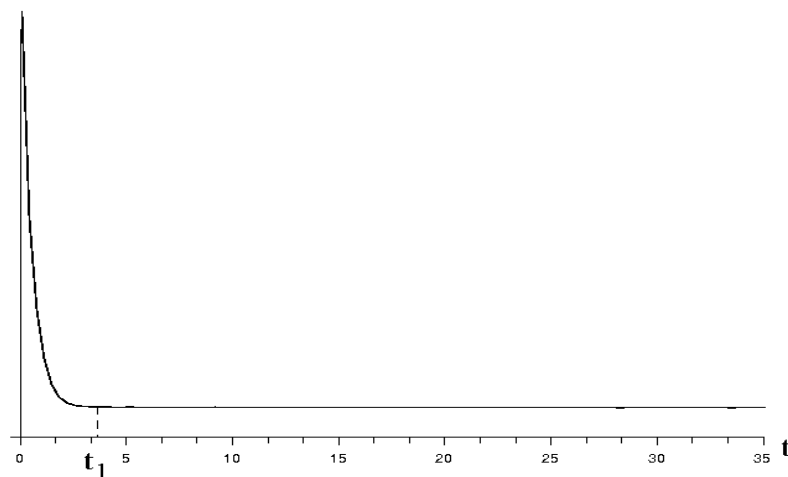
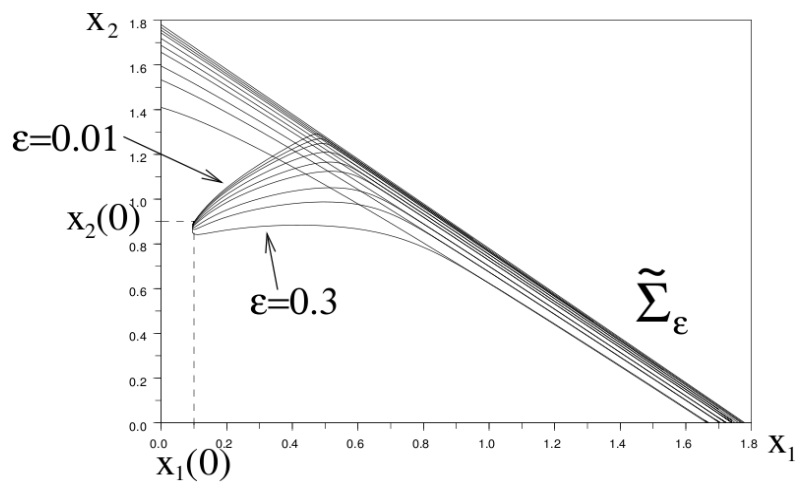
$$\dot{p} = \varepsilon p(1-p) \frac{\mu'_1(s^*) - \mu'_2(s^*)}{p\mu'_1(s^*) + (1-p)\mu'_2(s^*)}$$

## Temps de convergence

**Corollaire 7** *Supposons que  $\mu'_1(s^*) > \mu'_2(s^*) > 0$ ,  $\varepsilon > 0$  et soit  $\alpha = \frac{\mu'_1(s^*)}{\mu'_2(s^*)} - 1$ . Une estimation de temps qui permet au dynamique de conduire la proportion de l'espèce 1 d'un état  $p_1$  à un état  $p_2 > p_1$  est donnée par l'expression suivante :*

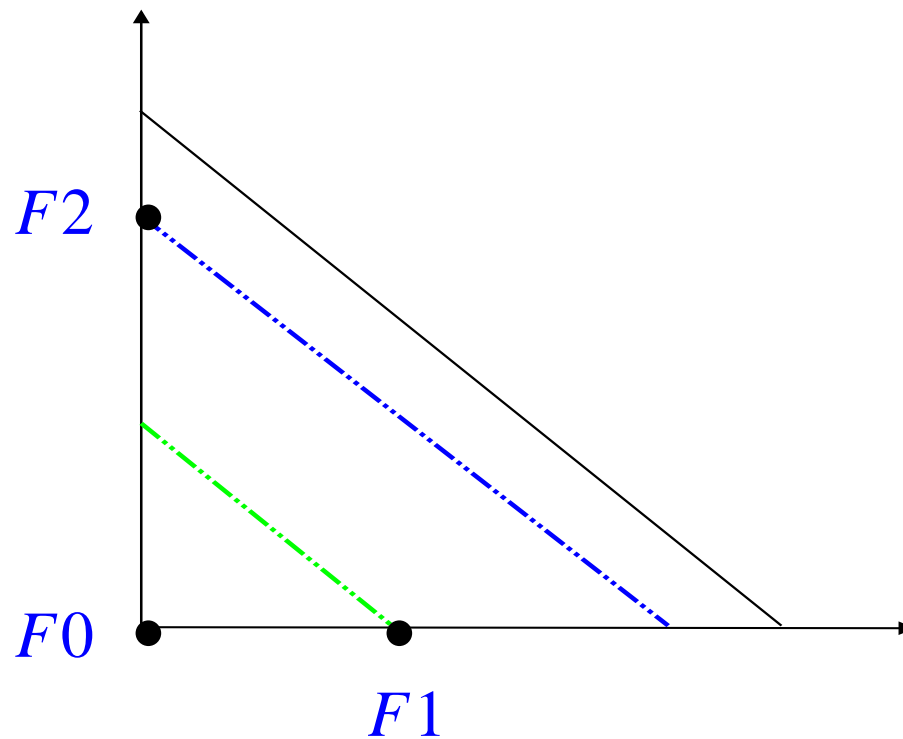
$$T(p_1, p_2) = \frac{1}{\varepsilon \alpha} \left( \log \left( \frac{p_2}{p_1} \right) + (1 + \alpha) \log \left( \frac{1 - p_1}{1 - p_2} \right) \right)$$

# Simulations numériques



# Restriction au plan

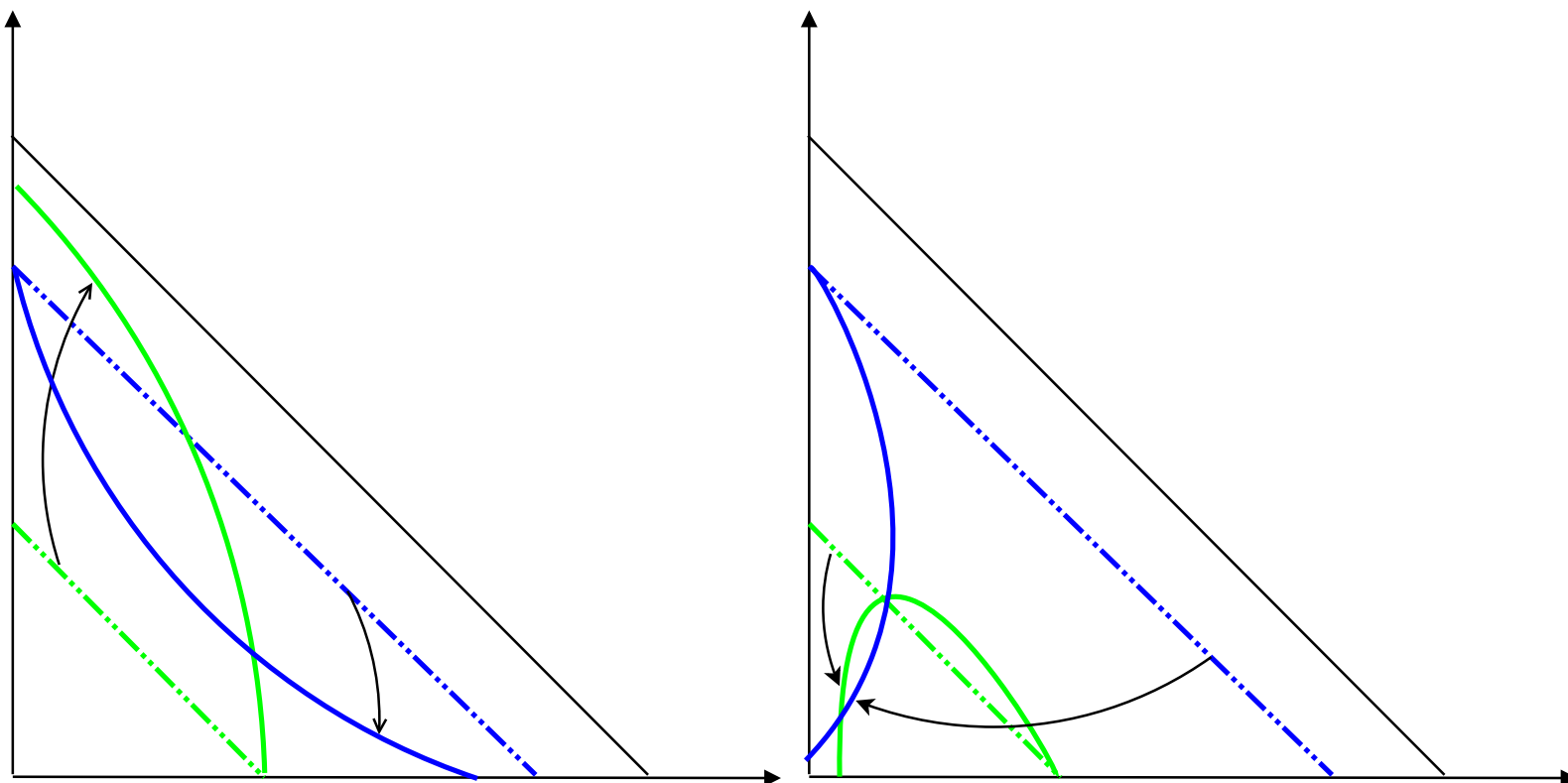
$$\begin{cases} \dot{x}_1 = [\mu_1 (s_{in} - x_1 - x_2) - D] x_1 \\ \dot{x}_2 = [\mu_2 (s_{in} - x_1 - x_2) - D] x_2 \end{cases} \quad \text{avec} \quad \begin{cases} 0 \leq x_1 + x_2 \leq s_{in} \\ s = s_{in} - x_1 - x_2 \end{cases}$$



$$F0 = (0, 0) \quad F1 = (s_{in} - s_1^*, 0) \quad F2 = (0, s_{in} - s_2^*)$$



# Interactions inter-spécifiques



## Interactions inter-spécifiques

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{s} = D (s_{in} - s) - f_1(s, x_2) x_1 - f_2(s, x_1) x_2 \\ \dot{x}_1 = (f_1(s, x_2) - D) x_1 \\ \dot{x}_2 = (f_2(s, x_1) - D) x_2 \end{array} \right.$$

- $\frac{\partial f_1}{\partial x_2}(s, x_2) > 0$  et  $\frac{\partial f_2}{\partial x_1}(s, x_1) > 0 \Rightarrow$  Mutualisme
- $\frac{\partial f_1}{\partial x_2}(s, x_2) < 0$  et  $\frac{\partial f_2}{\partial x_1}(s, x_1) < 0 \Rightarrow$  Inhibition réversible

## Cas de deux espèces mutualistes

$$\begin{cases} \dot{s} = D(s_{in} - s) - f_1(s, x_2)x_1 - f_2(s, x_1)x_2, \\ \dot{x}_1 = (f_1(s, x_2) - D)x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(s, x_1) - D)x_2. \end{cases} \quad (2)$$

1.  $f_1$  et  $f_2$  sont  $C^1(\mathbb{R}_+^2)$ .
2.  $\frac{\partial f_i}{\partial s}(s, x_j) > 0$  et  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(s, x_j) > 0$ .
3.  $f_1(0, x_2) = f_2(0, x_1) = 0$  et  $f_1(s, 0) = f_2(s, 0) = 0$ .

## Théorème 8

1. *L'équilibre trivial  $E_0 = (s_{in}, 0, 0)$  existe toujours et il est LAS.*
2. *Si  $\max_{[0, s_{in}] \times [0, s_{in}]} f_1(s, x_2) > D$  et  $\max_{[0, s_{in}] \times [0, s_{in}]} f_2(s, x_1) > D$ , il peut exister d'autres points d'équilibres positifs*

$$E^* = (s^*, x_1^*, x_2^*) / s^* + x_1^* + x_2^* = s_{in}.$$

## Restriction 2D



En utilisant le fait que  $s = s_{in} - x_1 - x_2$ , la projection, sur le plan  $(x_1, x_2)$ , de la restriction du système (2) sur  $\Omega$  est :

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 \left( f_1(s_{in} - (x_1 + x_2), x_2) - D \right) = x_1 g_1(x_1, x_2), \\ \dot{x}_2 = x_2 \left( f_2(s_{in} - (x_1 + x_2), x_1) - D \right) = x_2 g_2(x_1, x_2). \end{cases}$$

$$\mathcal{S} = \{ (x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 : 0 \leq x_1 + x_2 \leq s_{in} \}$$

# Analyse locale et globale 2D



## Théorème 9

1.  $\mathcal{S}$  ne contient pas d'orbites périodiques.
2.  $F0 = (0, 0)$  est LAS.
3. Si  $\max_{[0, s_{in}] \times [0, s_{in}]} f_1(s, x_2) > D$  et  $\max_{[0, s_{in}] \times [0, s_{in}]} f_2(s, x_1) > D$ , il peut exister des équilibres 'positifs'  $F^* = (x_1^*, x_2^*)$  où  $x_1^* > 0$  et  $x_2^* > 0$ . Dans ce cas il exist deux domaines d'attraction  $R_0$  (lessivage) et  $R^*$  (coexistence).
4. Si  $F0$  est le seul point d'équilibre alors il est GAS.

## Unicité de l'équilibre positif stable

$$\Gamma_i = \{(x_1, x_2) \in \mathcal{S}, g_i(x_1, x_2) = 0\}, i = 1, 2.$$

**Théorème 10** *Si  $\Gamma_1$  et  $\Gamma_2$  sont strictement concaves alors le système réduit admet au maximum deux équilibres positifs tels qu'un seul point est LAS.*

**Corollaire 11** *Si l'un des deux cas suivants est satisfait*

1.  *$f_1$  et  $f_2$  sont strictement concaves*
2.  *$f_1(s, x_2) = h_1(s)k_1(x_2)$  et  $f_2(s, x_1) = h_2(s)k_2(x_1)$  où  $h_1, h_2, k_1$  et  $k_2$  sont strictement concaves*

*alors  $\Gamma_1$  et  $\Gamma_2$  sont strictement concaves*

## Analyse globale 3D



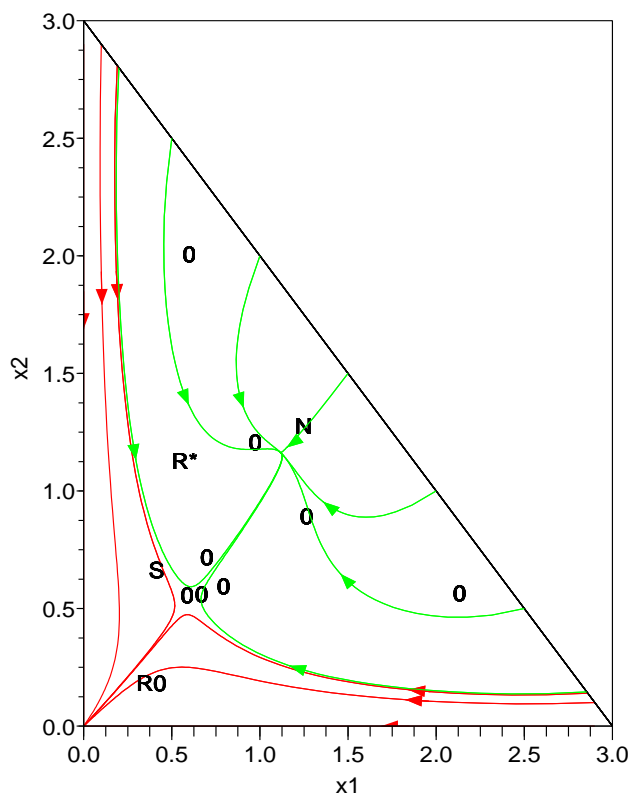
**Théorème 12**  $F^*$  et  $E^*$  ont la même nature de stabilité



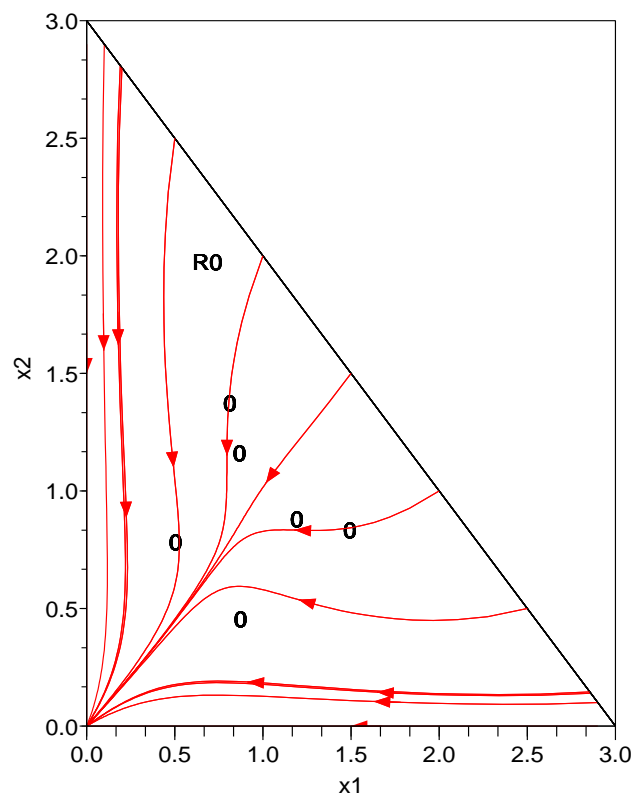
# Simulations numériques

$$f_i(s, x_j) = \mu_{max} \frac{s}{a_i + s} \frac{x_j}{b_i + x_j}$$

D=0.9



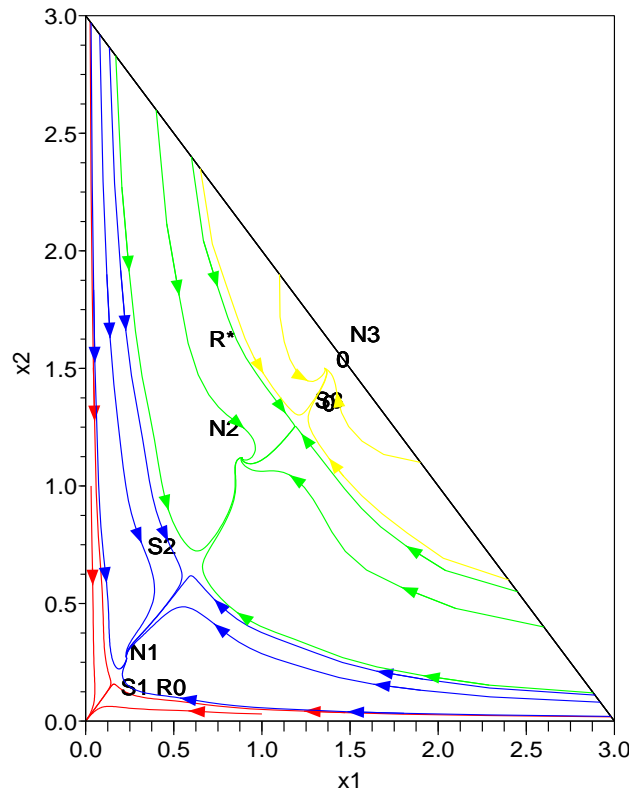
D=1.1



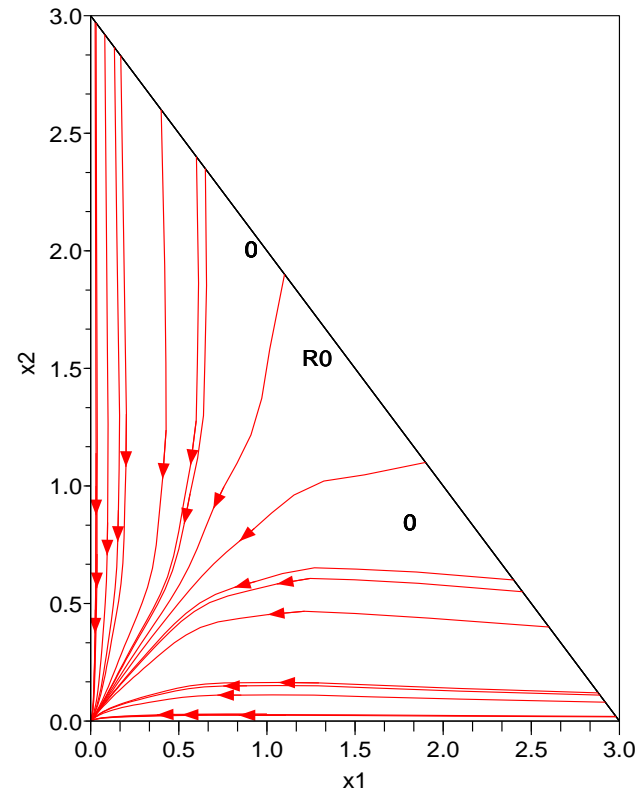
# Simulations numériques

$$f_i(s, x_j) = \frac{2}{\pi} \arctg(50x_j) s + \frac{2}{\pi} [\beta_i x_j + \alpha_i \sin(\omega_i x_j)] \arctg(50s)$$

D=3



D=4



## Cas de l'inhibition réversible

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{s} = D (s_{in} - s) - f_1(s, x_2) x_1 - f_2(s, x_1) x_2 \\ \dot{x}_1 = (f_1(s, x_2) - D) x_1 \\ \dot{x}_2 = (f_2(s, x_1) - D) x_2 \end{array} \right.$$

- $f_1(0, x_2) = f_2(0, x_1) = 0$
- $\frac{\partial f_1}{\partial s}(s, x_2) > 0$  et  $\frac{\partial f_2}{\partial s}(s, x_1) > 0$
- $\frac{\partial f_1}{\partial x_2}(s, x_2) < 0$  et  $\frac{\partial f_2}{\partial x_1}(s, x_1) < 0$

## Points d'équilibre



- $F_0 = (0, 0), F_1 = (\bar{x}_1, 0), F_2 = (0, \bar{x}_2), F^* = (x_1^*, x_2^*)$

- $D_1 = f_1(s_{in}, 0), D_2 = f_2(s_{in}, 0), D_3 = f_2(s_{in} - \bar{x}_1, \bar{x}_1)$

$$D_4 = f_1(s_{in} - \bar{x}_2, \bar{x}_2)$$

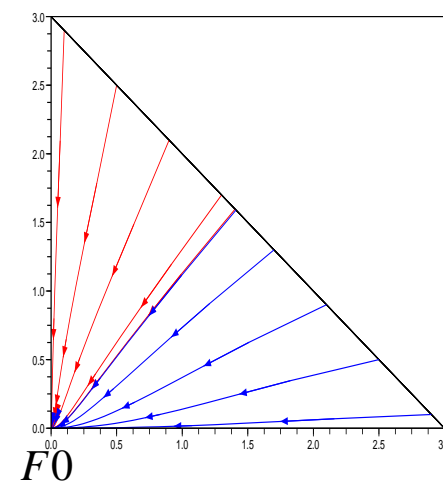
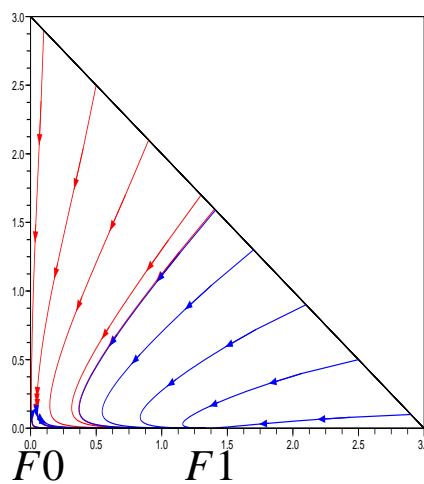
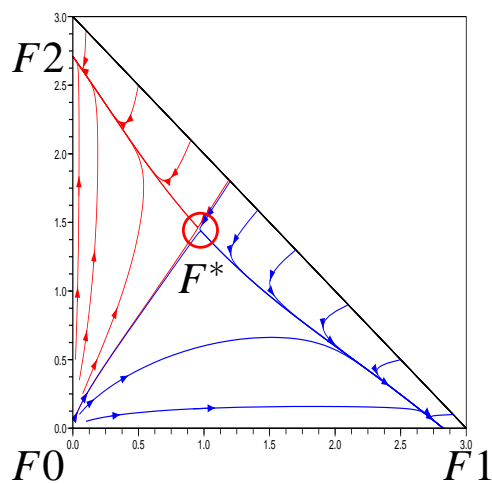
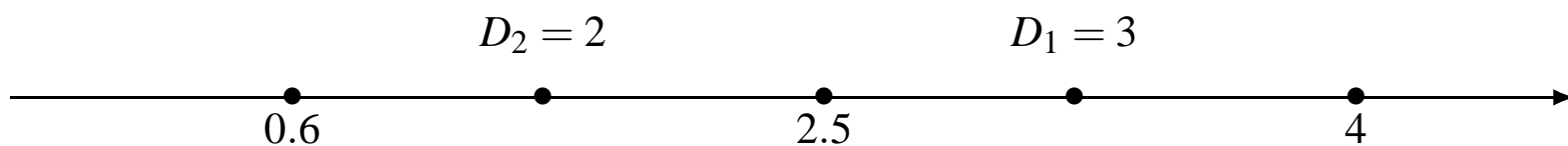
## Lemme 13

- $F^*$  existe ssi  $\max(D_3, D_4) < D < \min(D_1, D_2)$ .  
Si  $F^*$  existe alors il est unique et il est toujours un col
- $\mathcal{S}$  ne contient pas d'orbites périodiques.

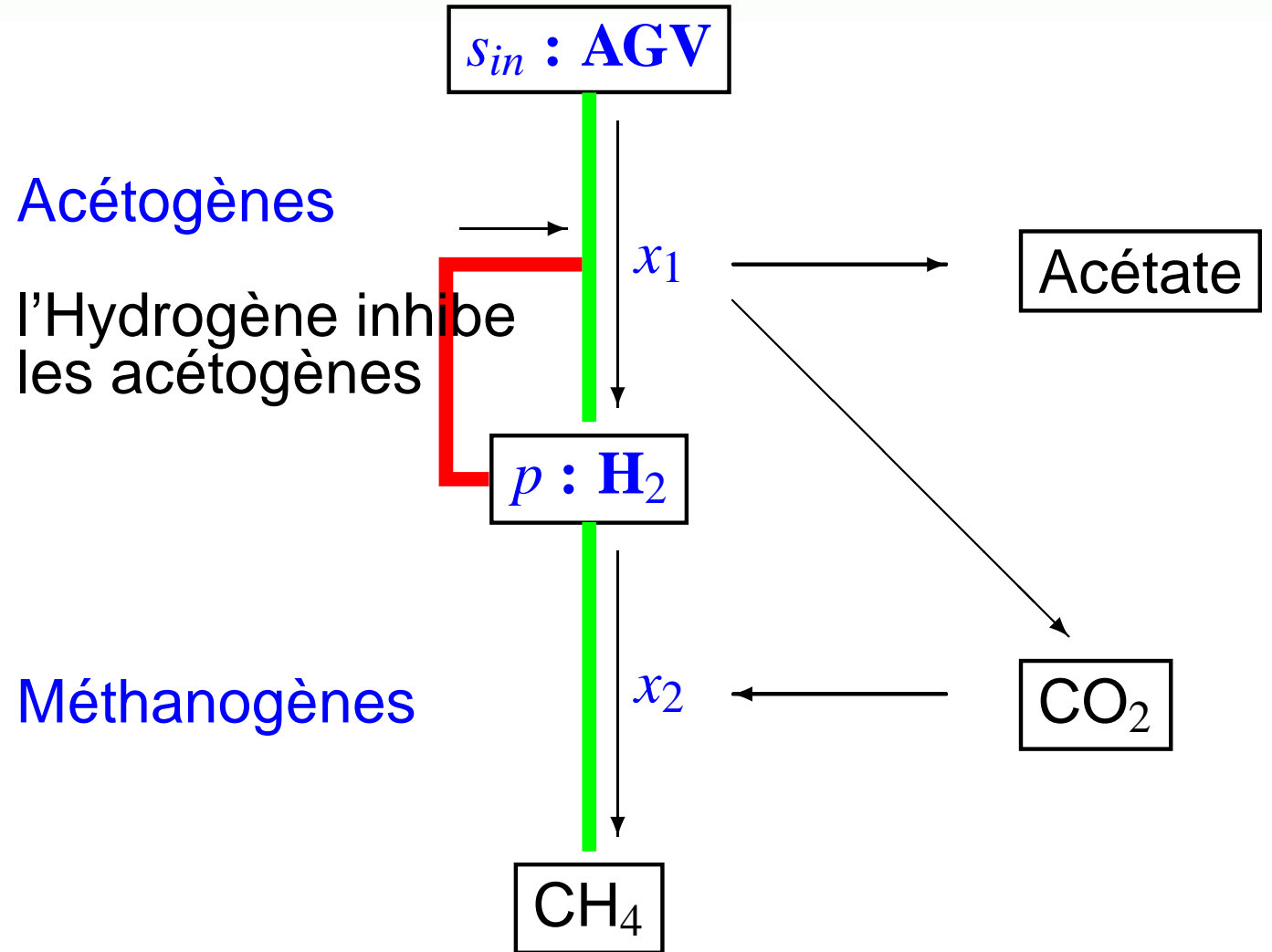
## Théorème 14

1. Si  $D_3 < D < D_4$ ,  $F_1$  est GAS, si  $D_4 < D < D_3$ ,  $F_2$  est GAS.
2. Si  $\max(D_3, D_4) < D < \min(D_1, D_2)$ , la variété stable du col  $F^*$  sépare  $\mathcal{S}$  en 2 domaines attractives  $\mathcal{R}_1$  et  $\mathcal{R}_2$ , l'un pour  $F_1$  et l'autre pour  $F_2$ .
3. Si  $D_1 < D < D_2$ ,  $F_2$  est GAS, si  $D_2 < D < D_1$ ,  $F_1$  est GAS.
4. Si  $\max(D_1, D_2) < D$ ,  $F_0$  est GAS.

# Simulations numériques



# Relation syntrophique



## Relation syntrophique

$$\begin{cases} \dot{s} &= D(s_{in} - s) - k_1 f(s, p)x_1 \\ \dot{x}_1 &= f(s, p)x_1 - Dx_1 \\ \dot{x}_2 &= g(p)x_2 - Dx_2 \\ \dot{p} &= k_2 f(s, p)x_1 - k_3 g(p)x_2 - Dp \end{cases}$$

- $f : \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$  et  $g : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$  sont de classe  $C^1$
- $f(0, p) = 0$ ,  $\frac{\partial f}{\partial s}(s, p) > 0$ ,  $\frac{\partial f}{\partial p}(s, p) < 0$
- $g(0) = 0$ ,  $g(s_{in}) > D$ ,  $g'(p) > 0$



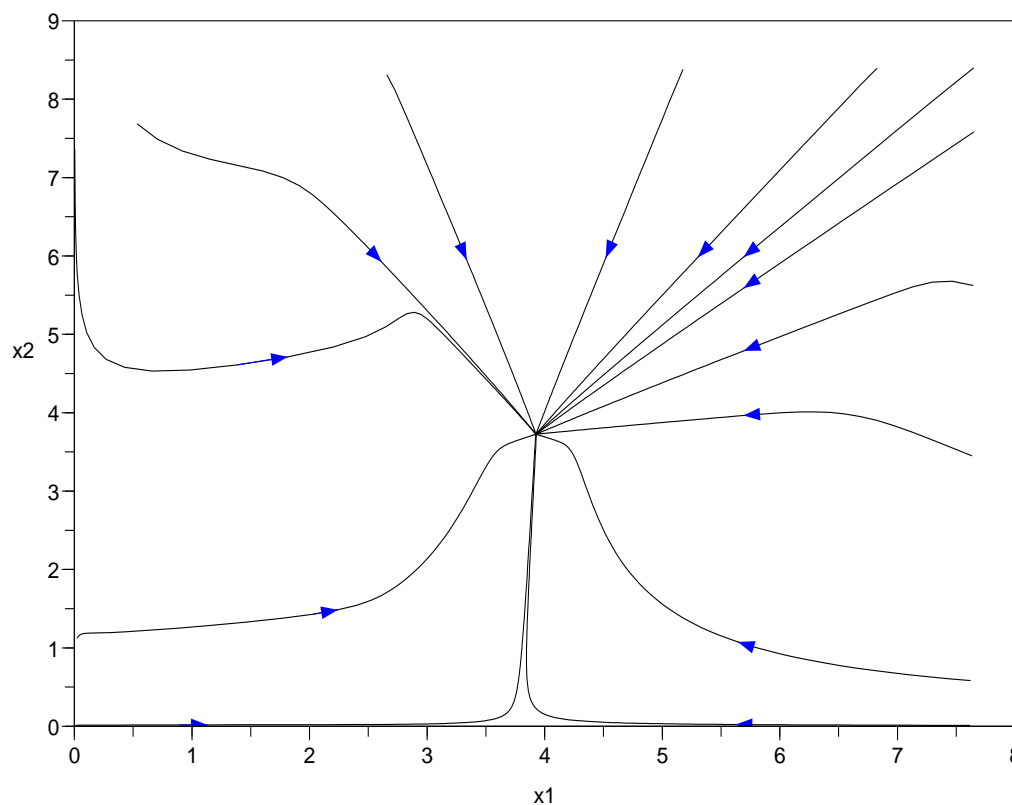
## Relation syntrophique



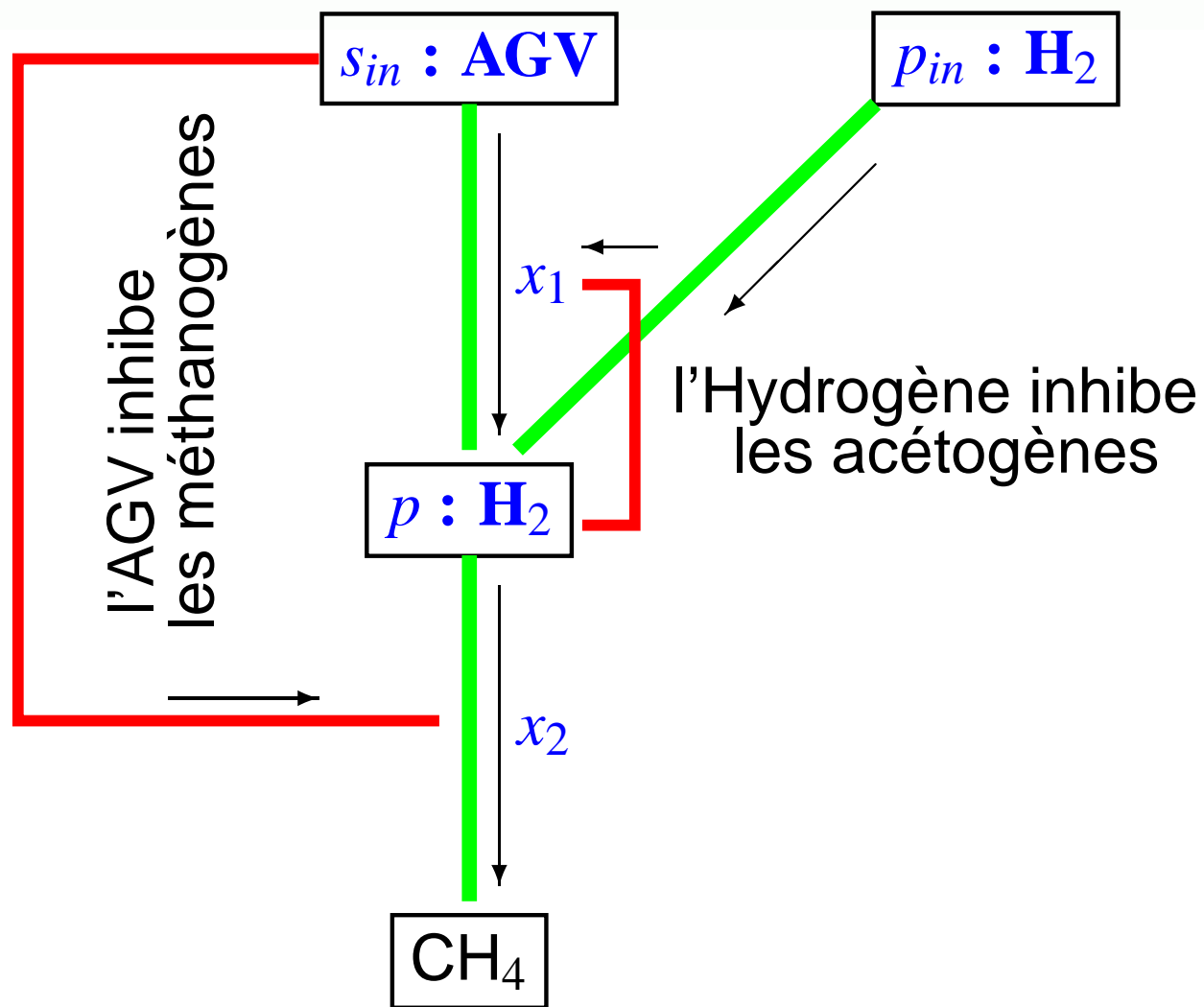
Si  $f(s_{in} - 2p, p) > D$ ,  $\forall p \geq 0$  tels que  $g(p) \leq D$  alors l'équilibre  $E^* = (s^*, x_1^*, x_2^*, p^*)$  est GAS.

# Relation syntrophique

$$f(s, p) = \frac{a_1 s}{(b_1 + s)(c_1 + p)}, \quad g(p) = \frac{a_2 p}{b_2 + p}$$



# Relation syntrophique



## Relation syntrophique

$$\begin{cases} \dot{s} &= D(s_{in} - s) - k_1 f(s, p)x_1 \\ \dot{x}_1 &= f(s, p)x_1 - Dx_1 \\ \dot{x}_2 &= g(s, p)x_2 - Dx_2 \\ \dot{p} &= D(p_{in} - p) + k_2 f(s, p)x_1 - k_3 g(s, p)x_2 \end{cases}$$

- $f_1, f_2 : \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$  de classe  $\mathcal{C}^1$
- $f_1(0, p) = 0, \quad f_2(s, 0) = 0$
- $\frac{\partial f_1}{\partial s}(s, p) > 0, \quad \frac{\partial f_1}{\partial p}(s, p) < 0$
- $\frac{\partial f_2}{\partial s}(s, p) < 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial p}(s, p) > 0$

## Relation syntrophique

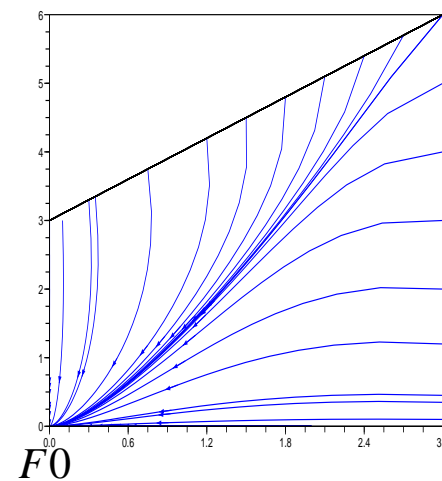
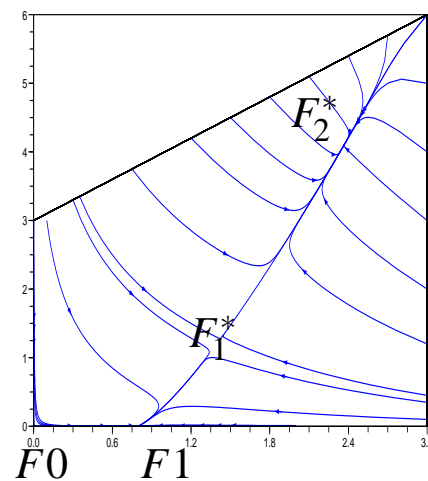
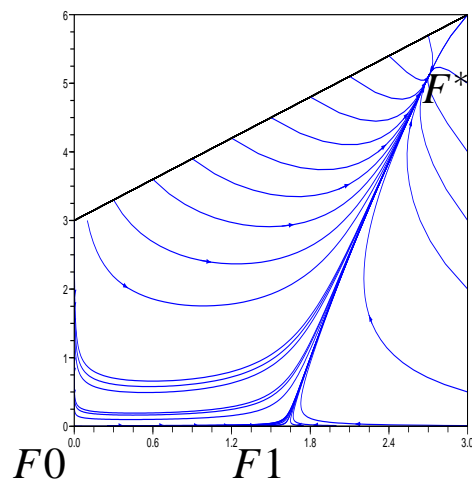
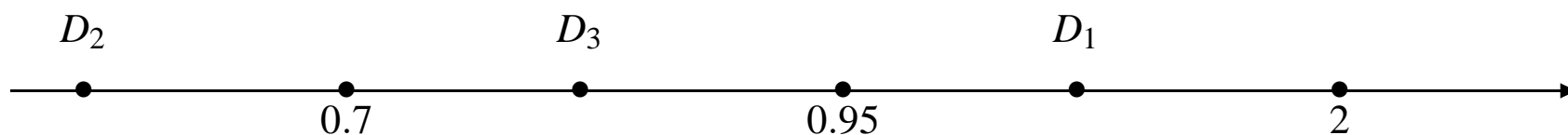


Des équilibres positives  $E^* = (s^*, x_1^*, x_2^*, p^*)$  sont possibles

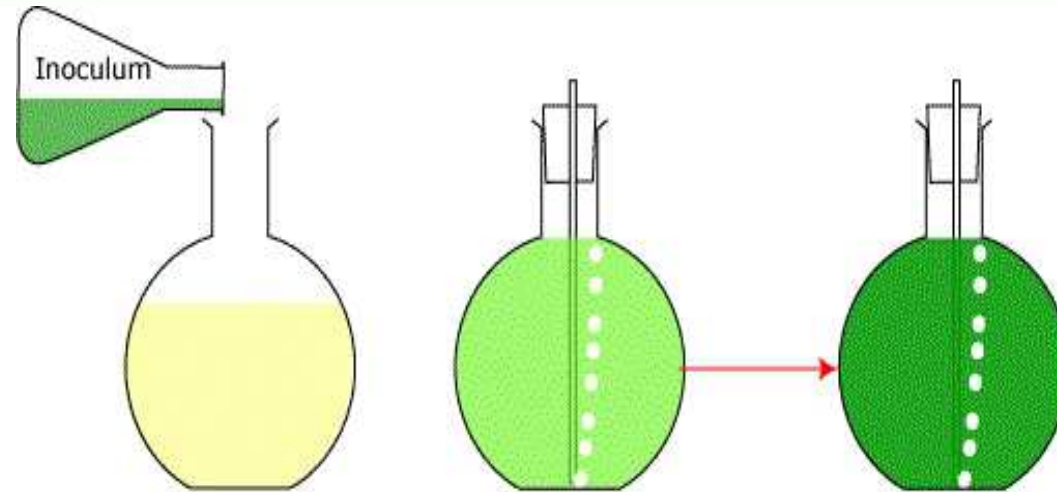
- Si  $E^*$  est unique alors il est GAS
- S'il existe plusieurs équilibres positifs alors il existe un domaine attractif  $R^*$  (coexistence).

# Relation syntrophique

$$f(s, p) = \frac{a_1 s}{(b_1 + s)(c_1 + p)}, \quad g(s, p) = \frac{a_2 p}{(b_2 + p)(c_2 + s)}$$



# Culture batch



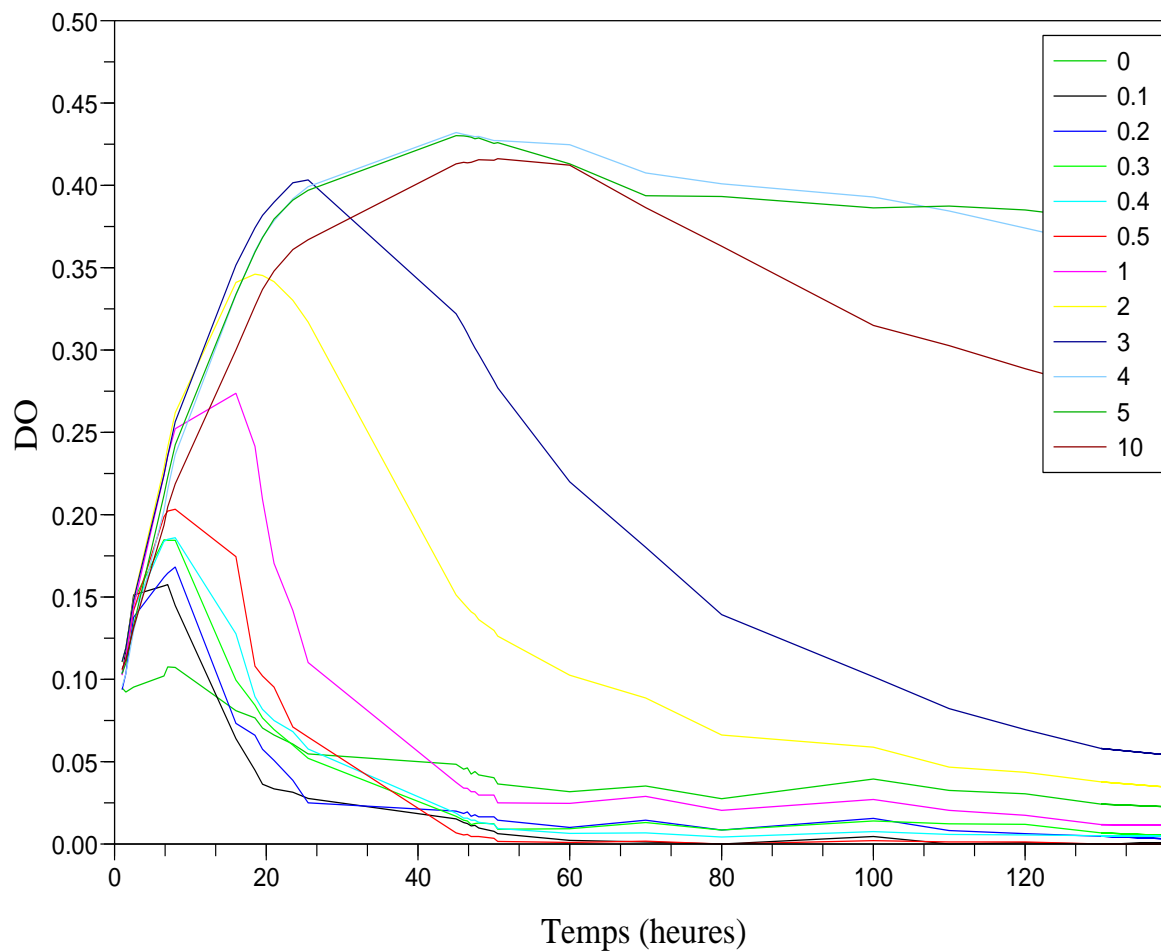
## Mesures en ligne

- Oxydation de glucose → Substrat
- Densité optique → Biomasse totale

# Croissance bactérienne



Peani Bacillus

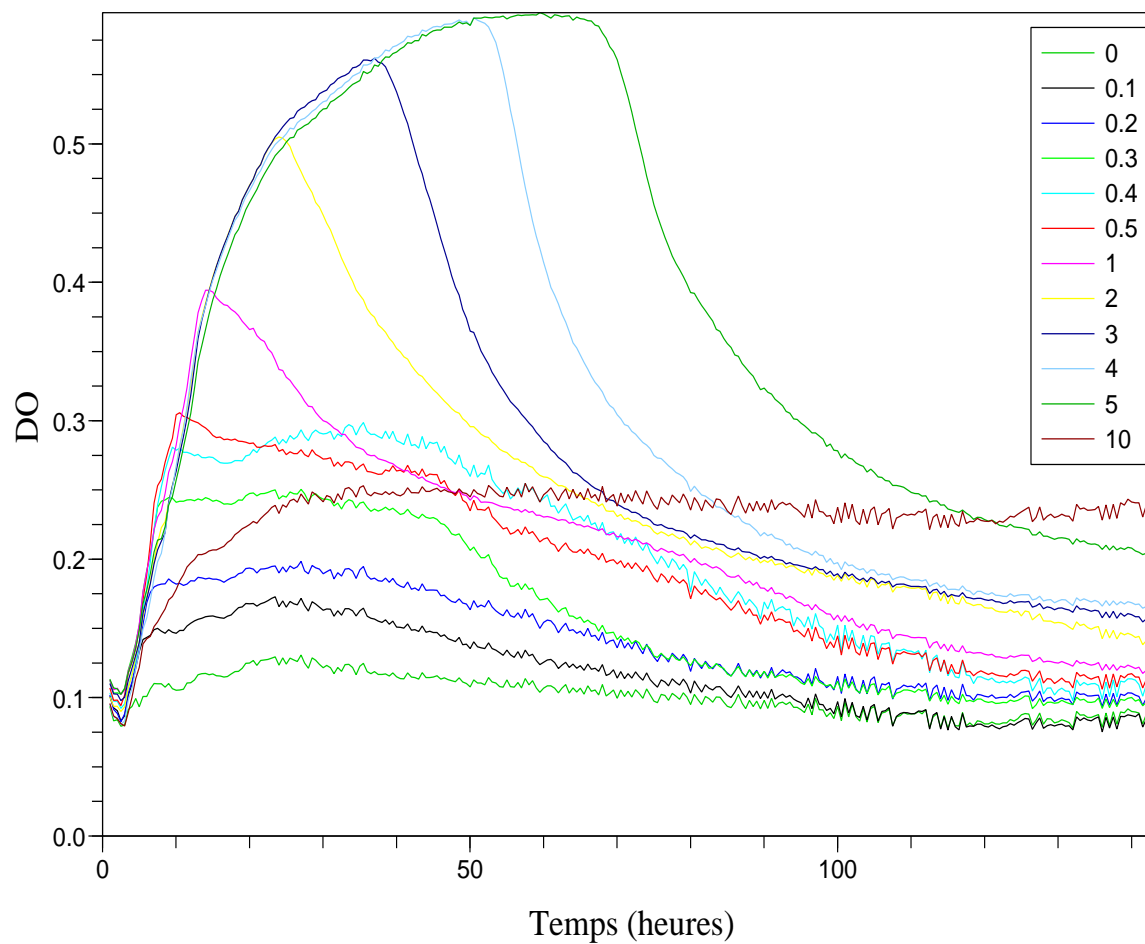




# Croissance bactérienne



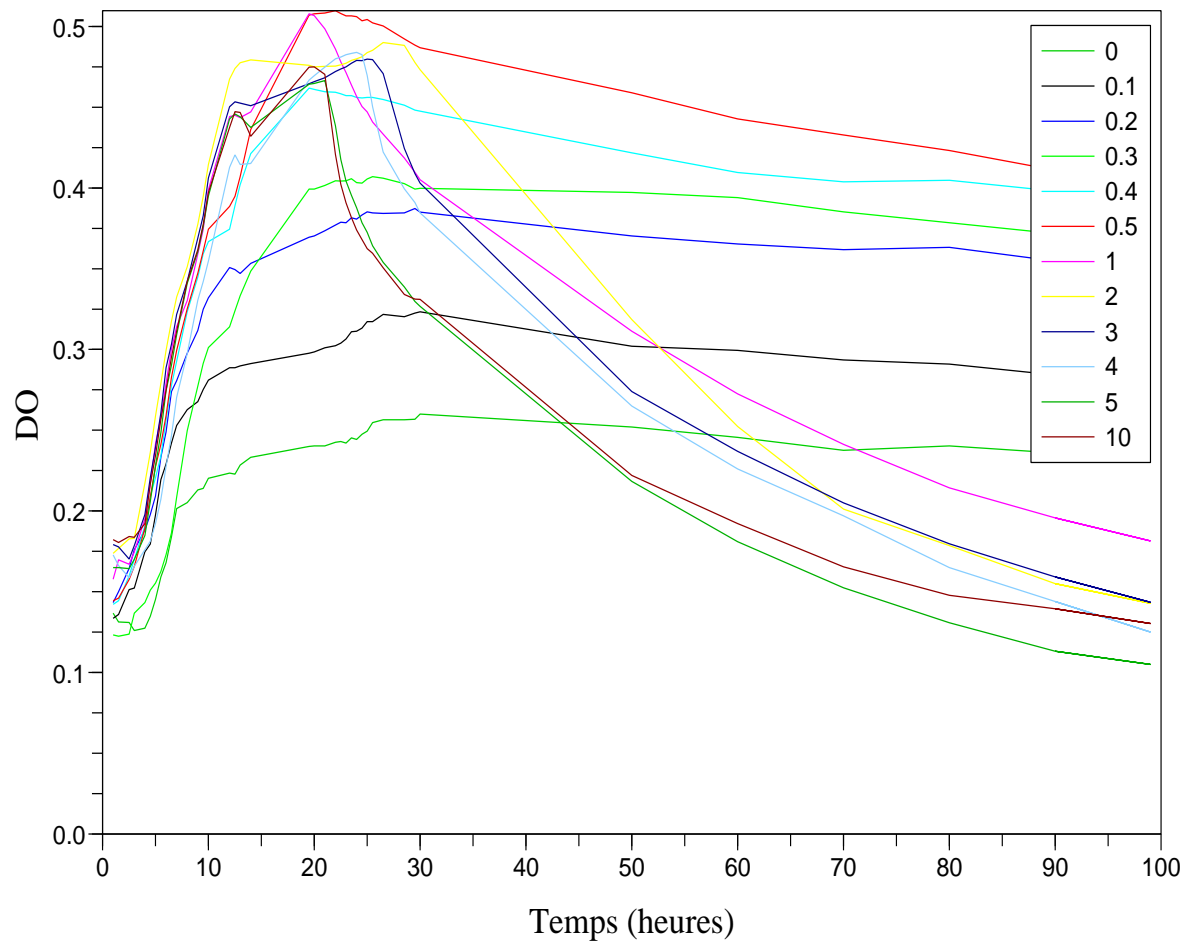
*Pseudomonas Syringae*



# Croissance bactérienne



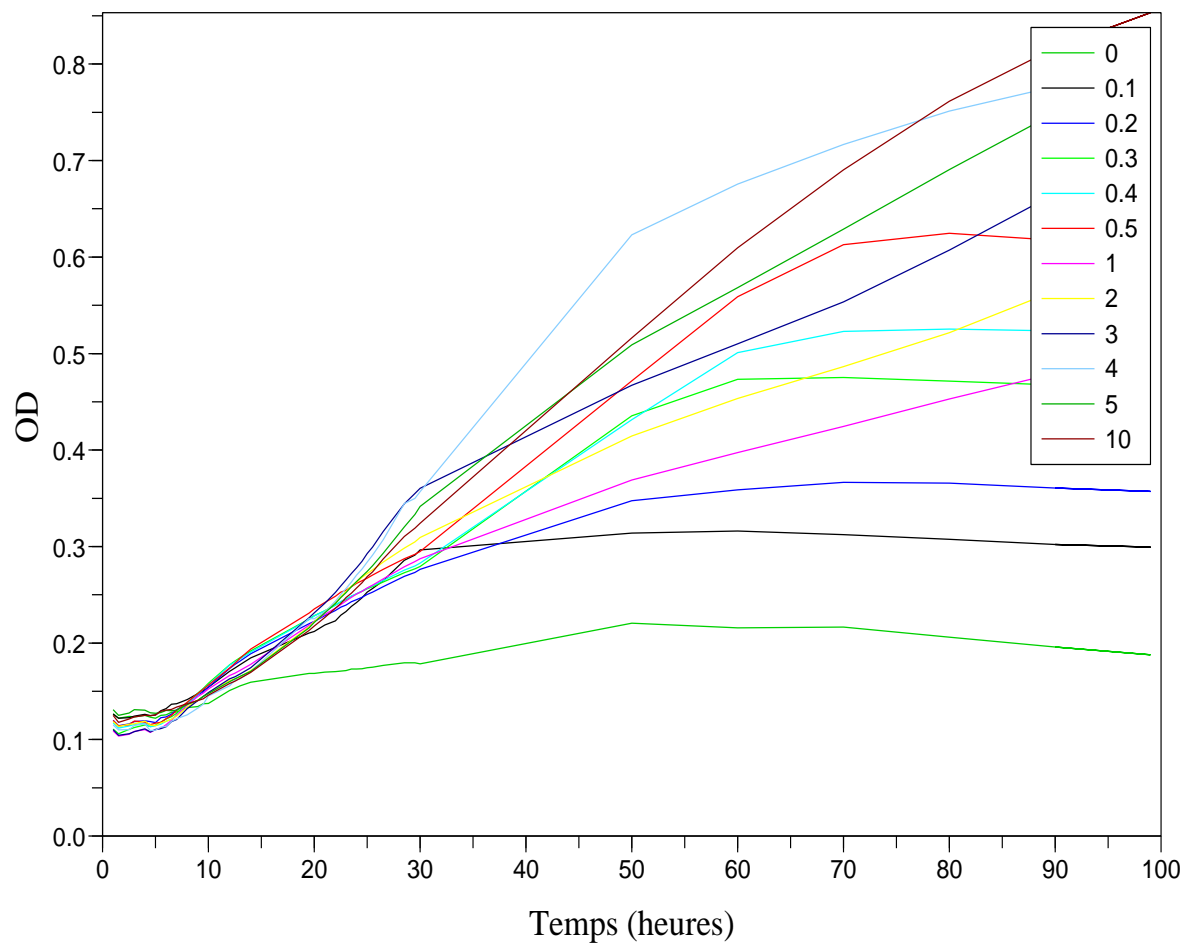
Xanthomonas Axonopodis



# Croissance bactérienne



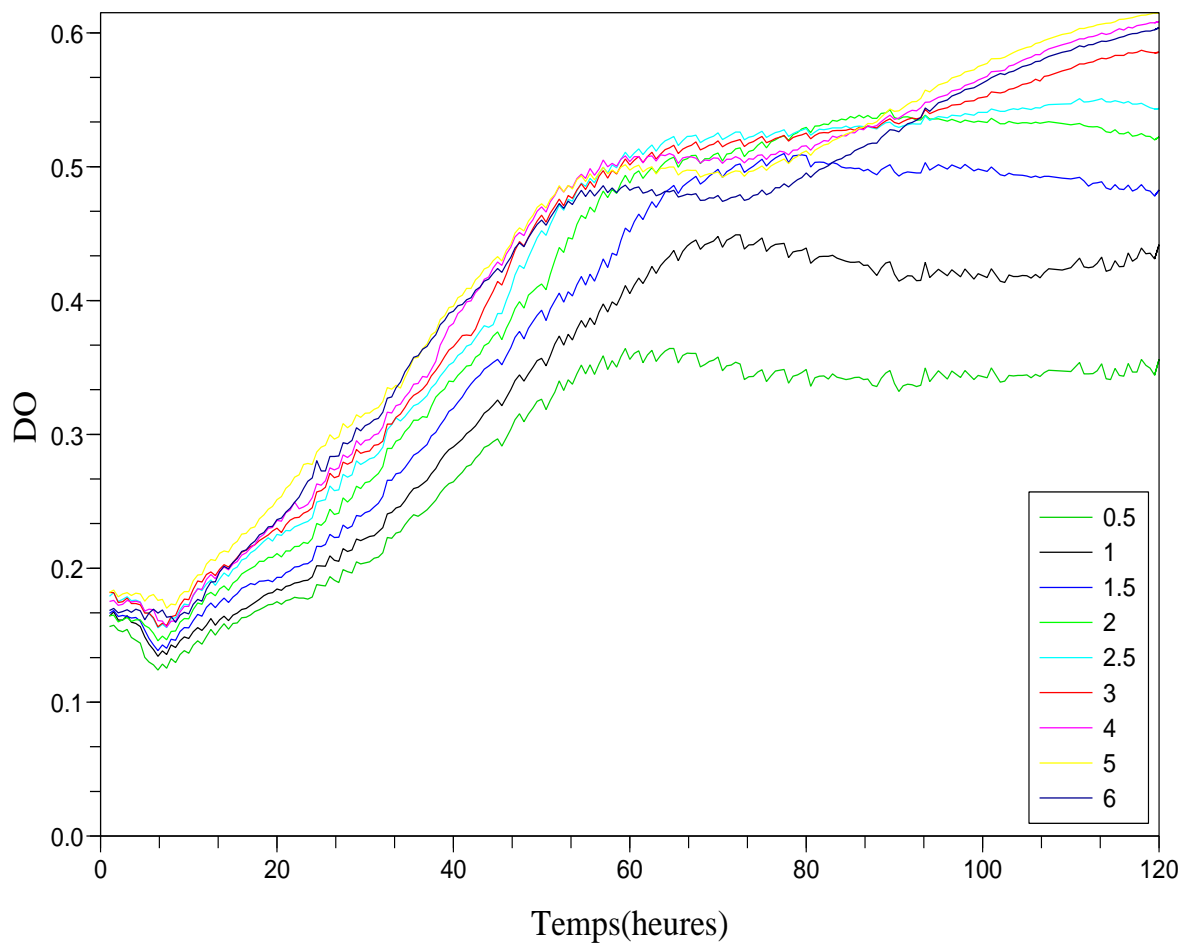
Rhodococcus



# Croissance bactérienne



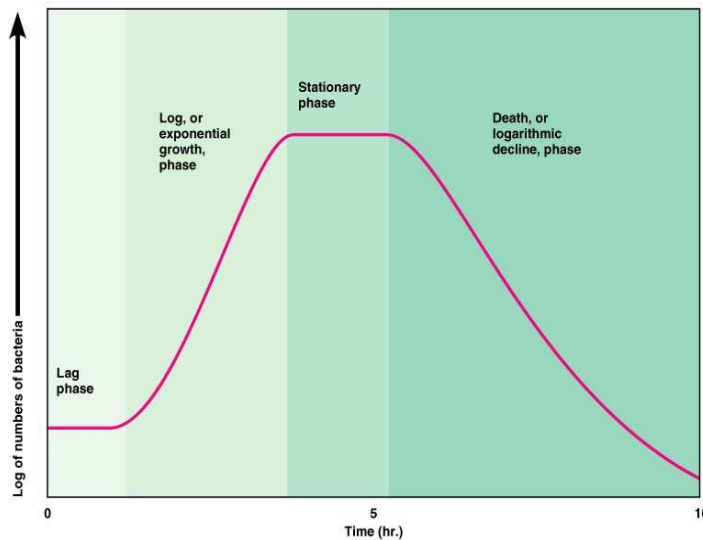
Bradyrhizobium Japonicum



# Modélisation...



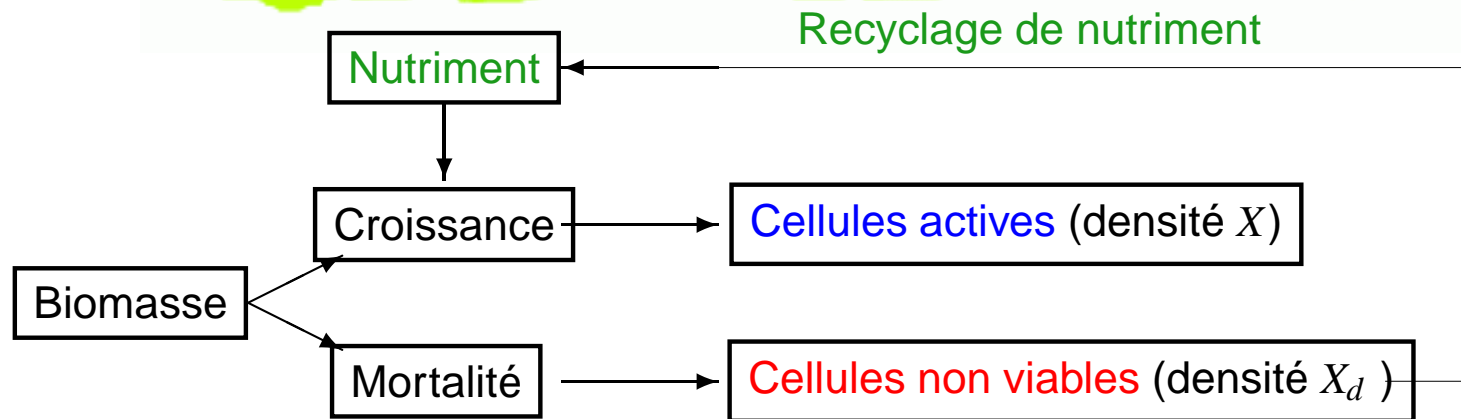
- Phase exponentielle: Monod,...



$$\begin{cases} \dot{S} = -\frac{\mu(S)}{Y} X \\ \dot{X} = \mu(S) X \end{cases}$$

- Phase de latence: Baranyi, Buchanam...
- Phase stationnaire et de déclin peu de modèles mécanistes...

# Le modèle proposé



$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{X} = \mu(S)X - mX \\ \dot{X}_d = \delta mX \\ \dot{S} = -\frac{\mu(S)}{Y}X + \lambda(1 - \delta)mX \end{array} \right.$$

## Hypothèses

- $\lambda < \frac{1}{Y}$
- $\mu(\cdot)$  est une fonction régulière croissante telle que  $\mu(0) = 0$

## Le modèle proposé

$S$  substrat,  $X$  cellules viables et  $X_d$  cellules non viables.

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{S} = -\frac{\mu(S)}{Y} X + \lambda(1 - \delta) m X \\ \dot{X} = \mu(S) X - m X \\ \dot{X}_d = \delta m X \end{array} \right.$$

$$S(0) = S_0 > 0, \quad X(0) = X_0 > 0 \quad \text{et} \quad X_d(0) = 0.$$

## *Les taux de croissance*



Méthode de moindres carrés en minimisant

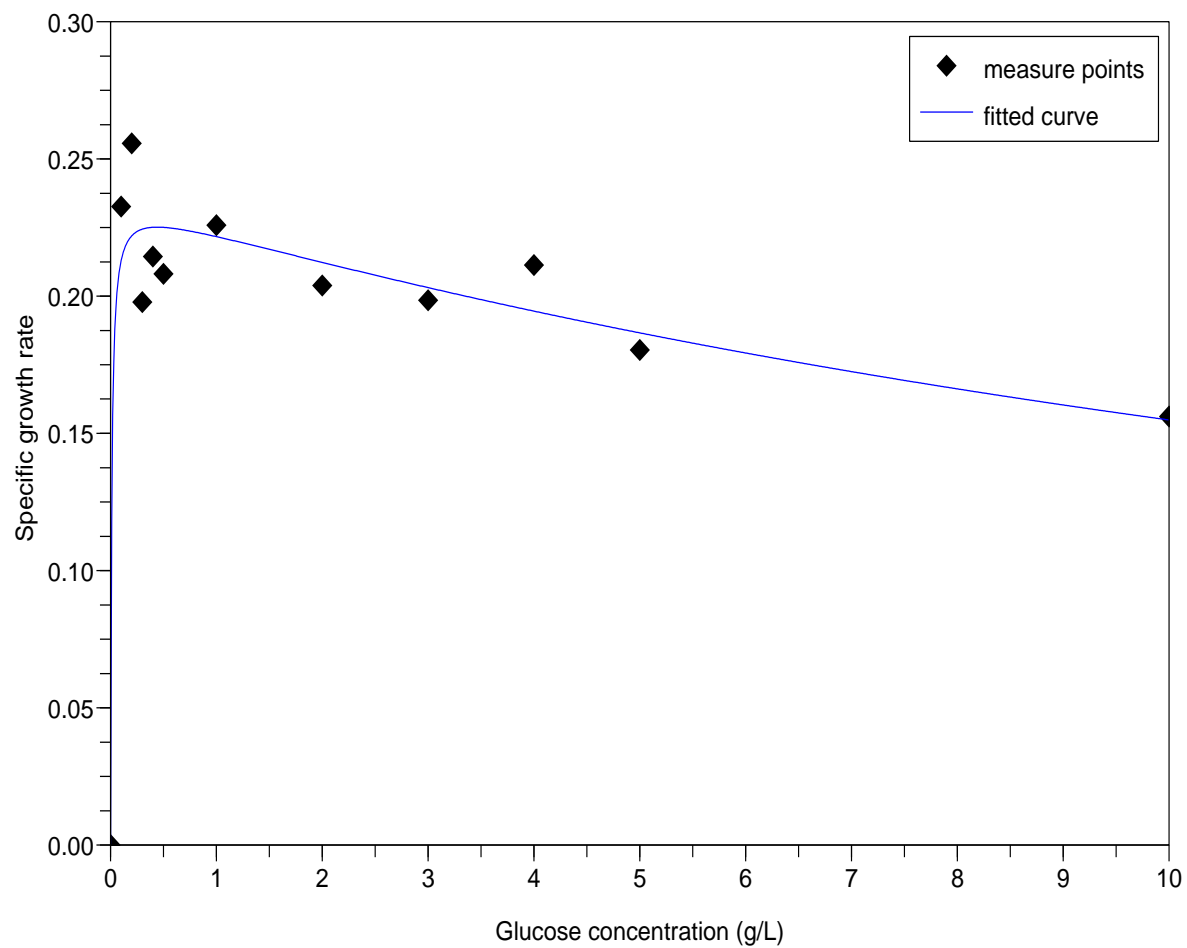
$$P = \sum_{i=1}^n (p_i - \mu(S_i))^2$$



# Taux de croissance estimés



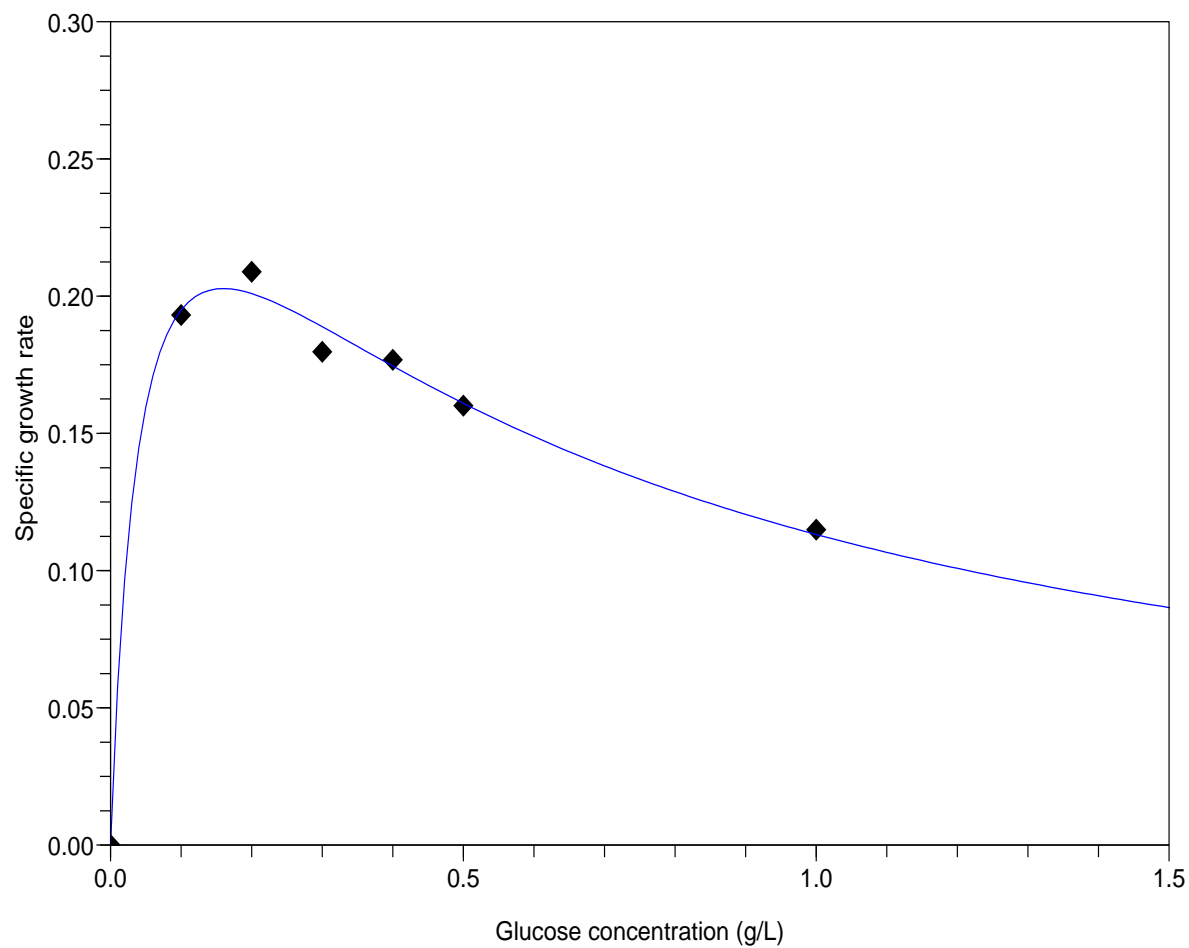
Peani Baccilus



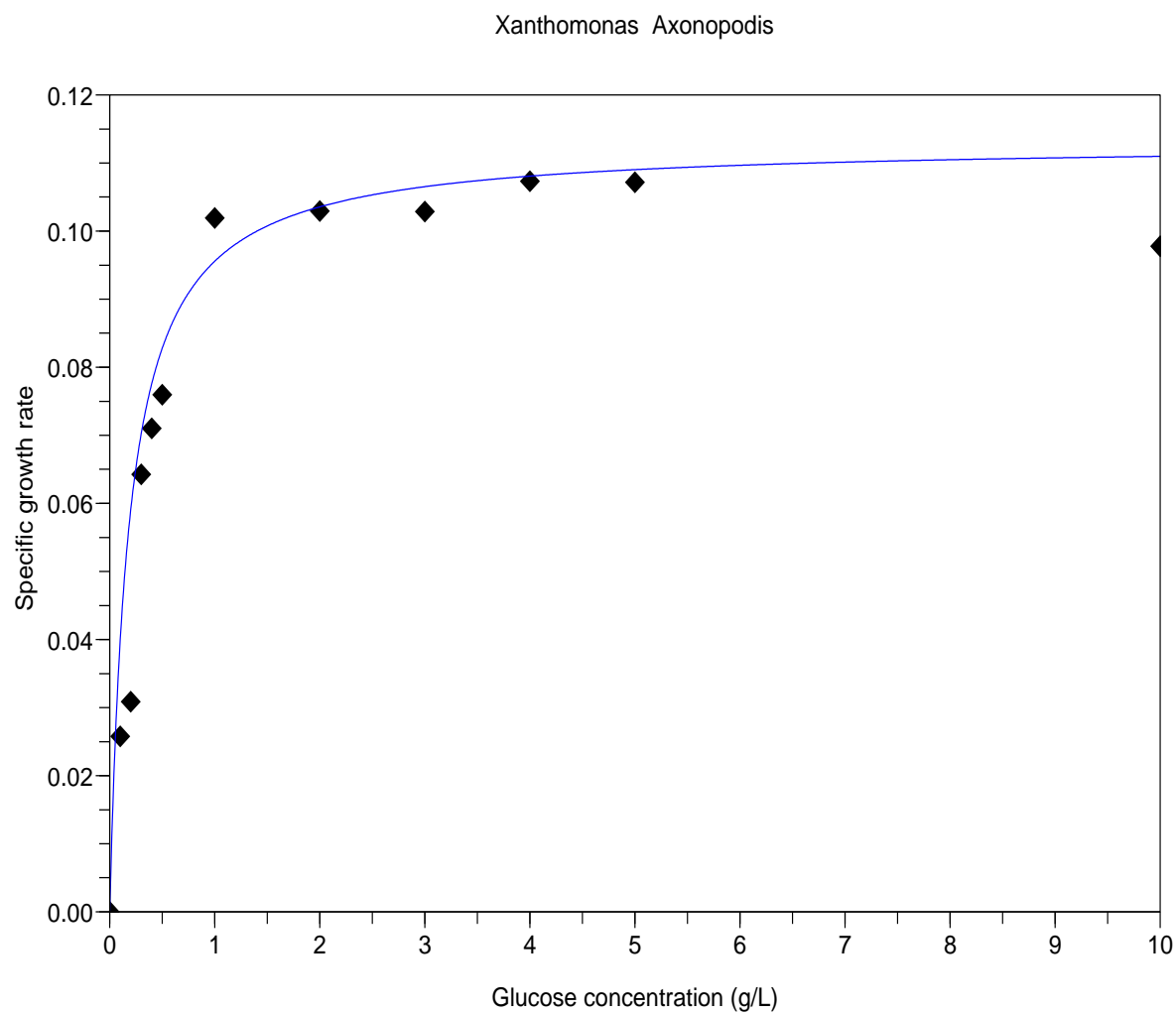
# Taux de croissance estimés



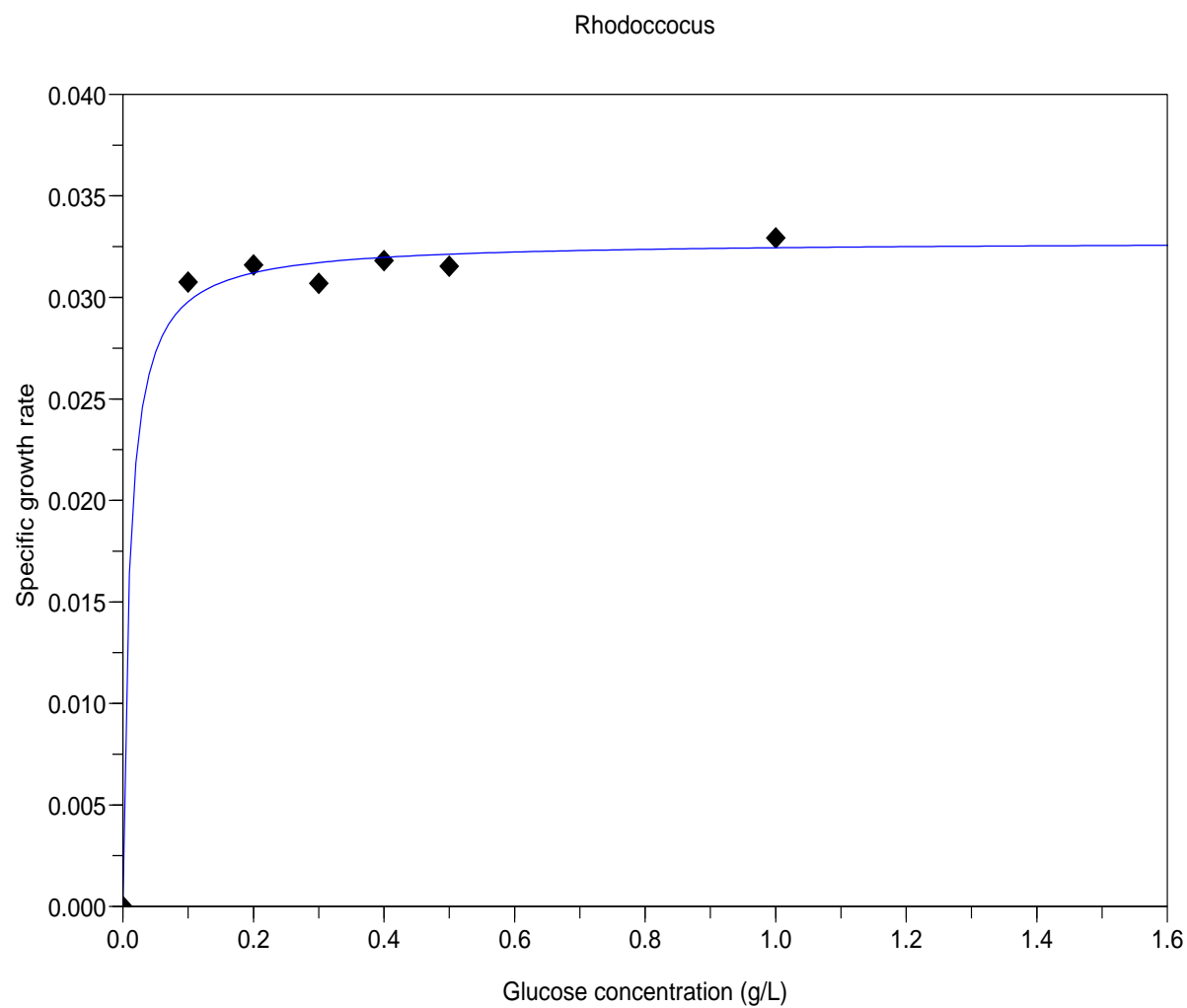
*Pseudomonas Syringae*



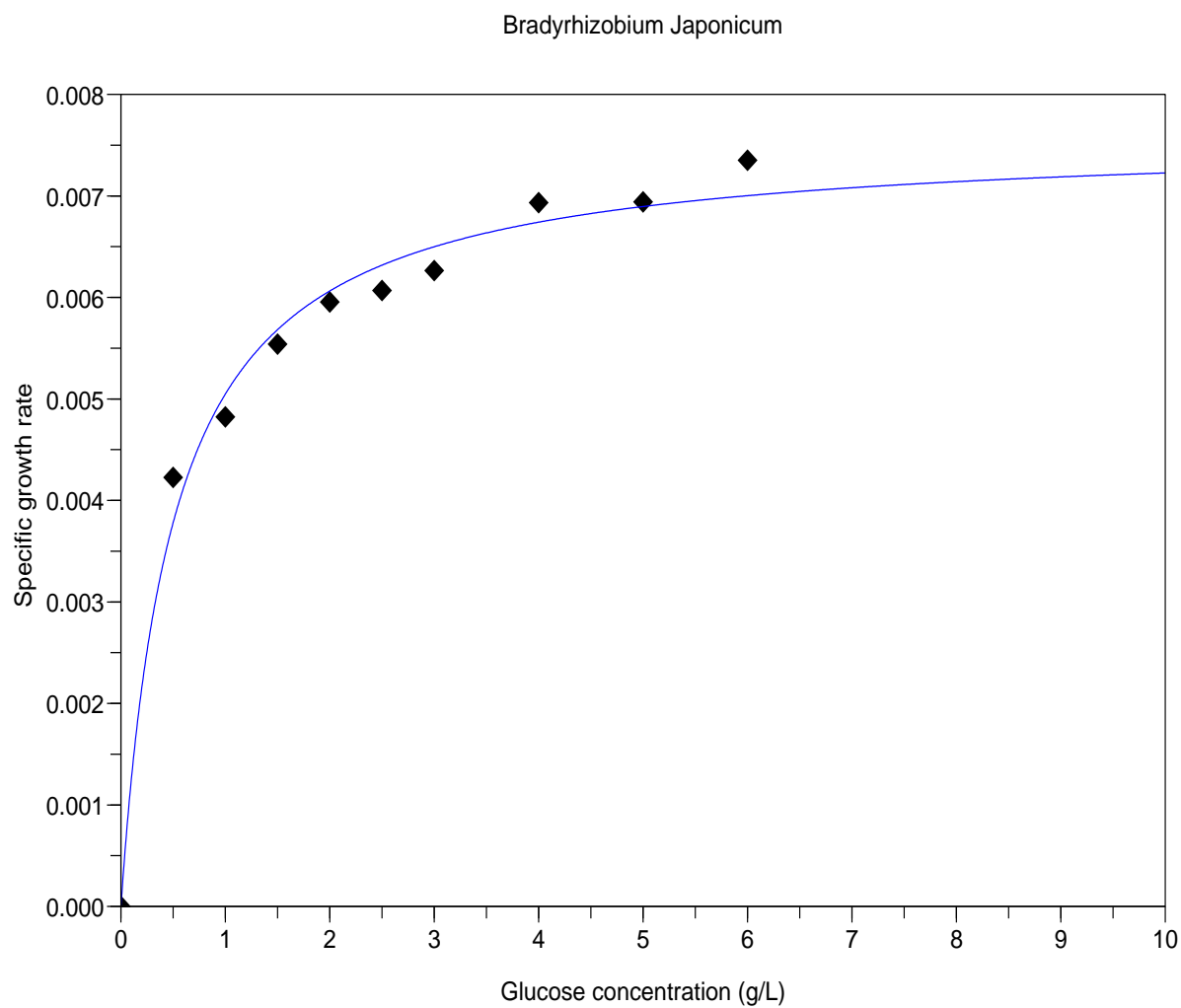
# Taux de croissance estimés



# Taux de croissance estimés



# Taux de croissance estimés



# Identification des paramètres du modèle



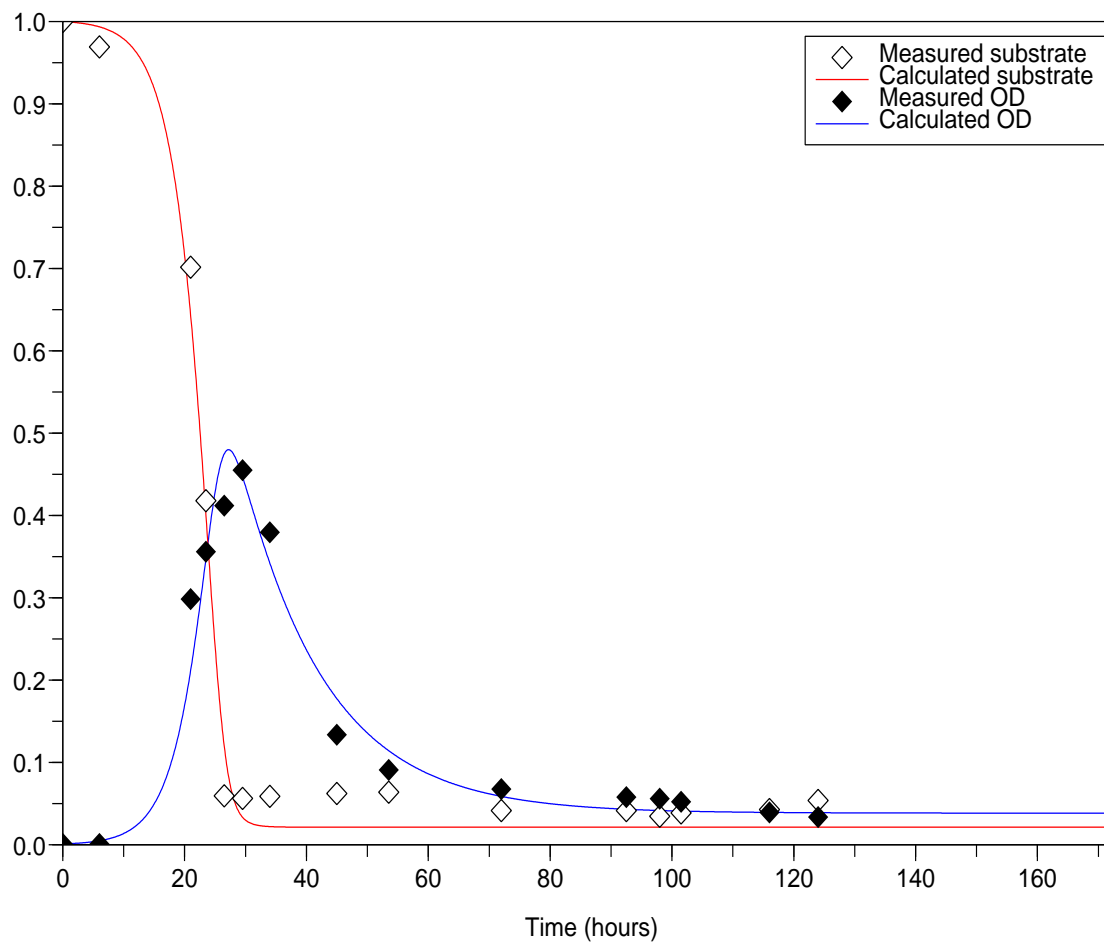
Méthode de moindres carrés en minimisant

$$Q = \sum_{i=1}^{n_1} \left( S_i - S(t_i) \right)^2 + \sum_{j=1}^{n_2} \left( DO_j - \gamma_1 X(t_j) - \gamma_2 X_d(t_j) \right)^2$$

# Ajustement des données



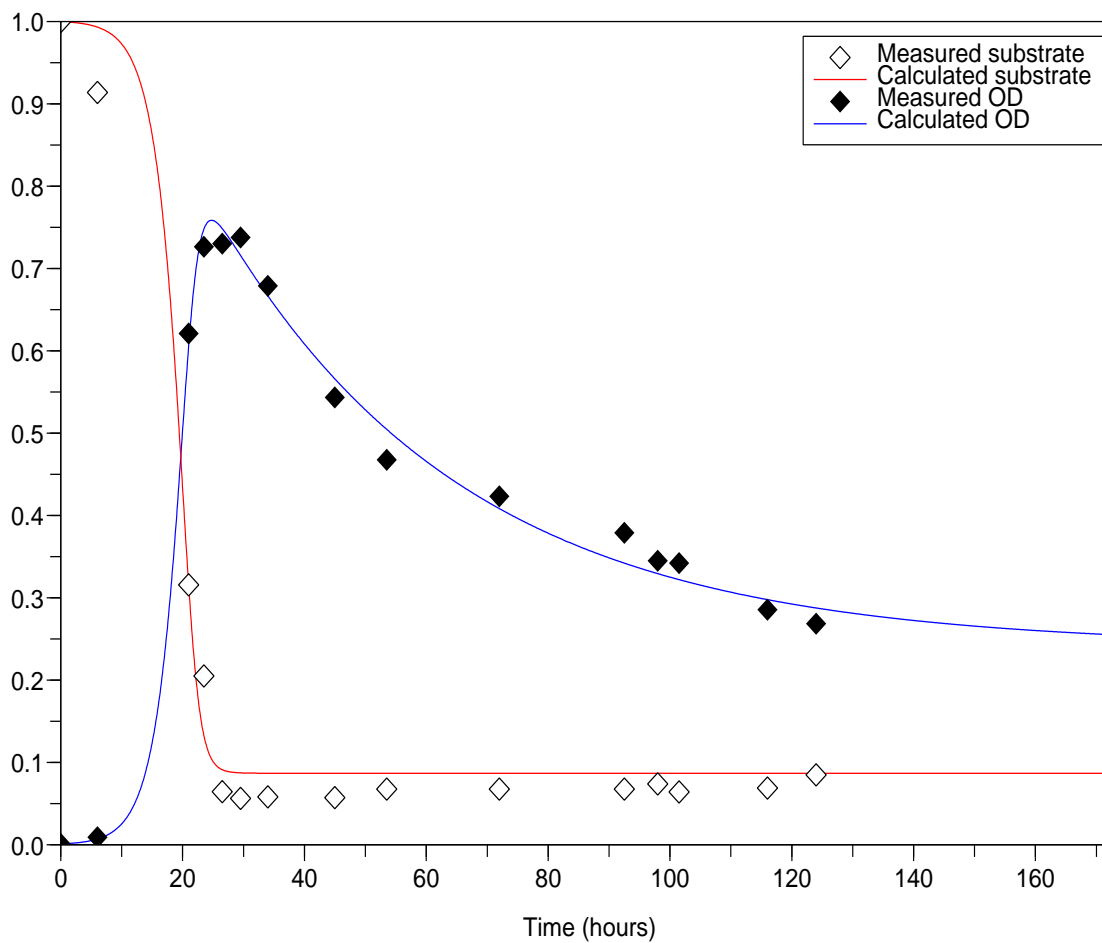
Peani Baccilus



# Ajustement des données



*Pseudomonas Syringae*

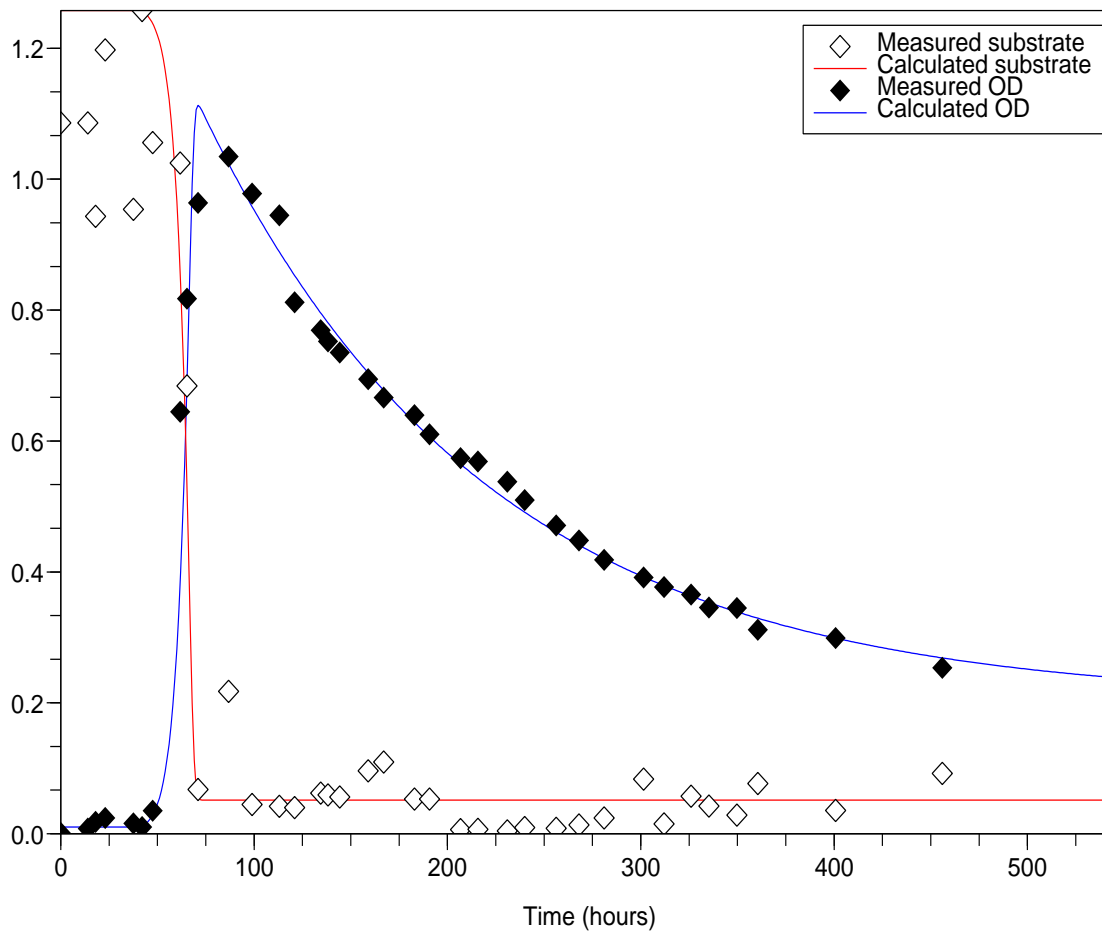




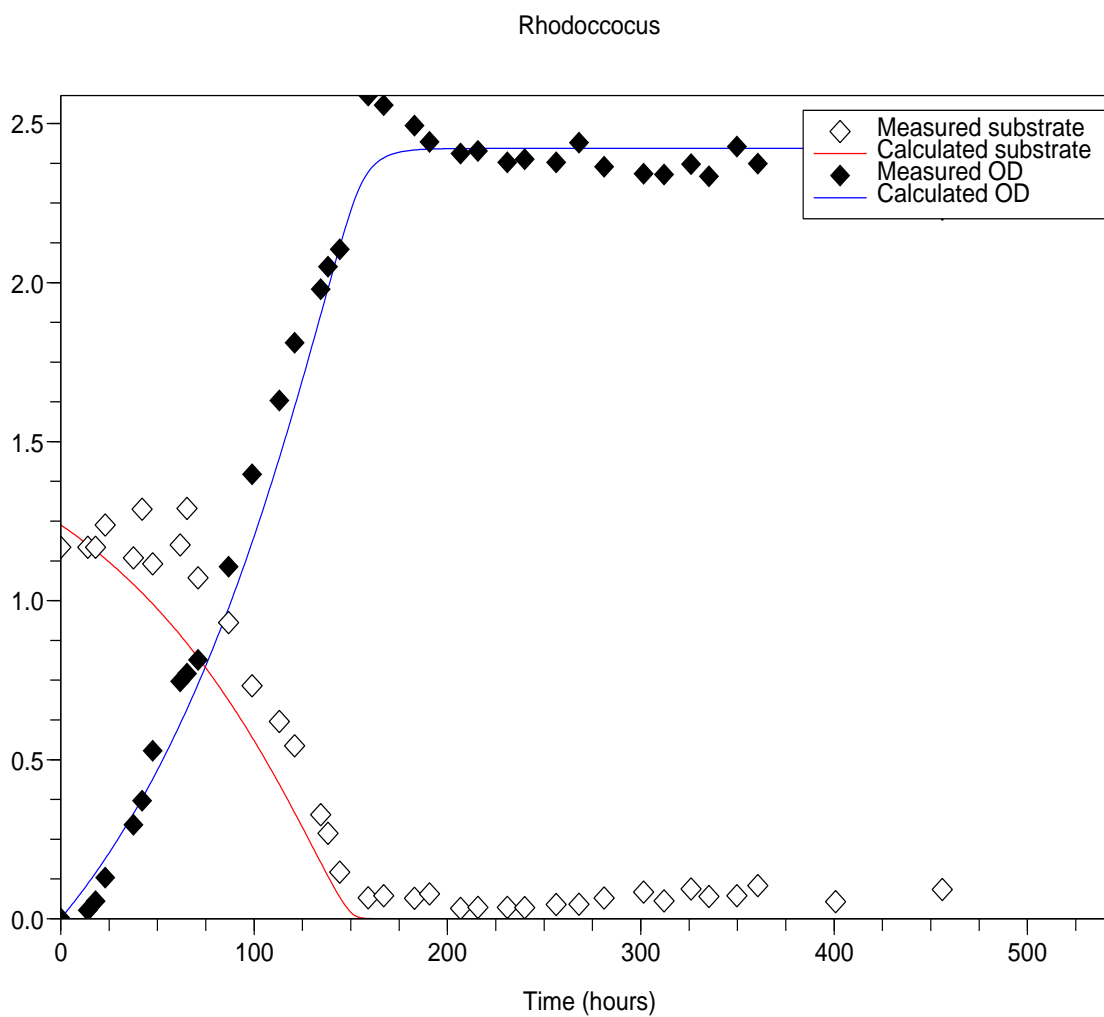
# Ajustement des données



Xanthomonas Axonopodis



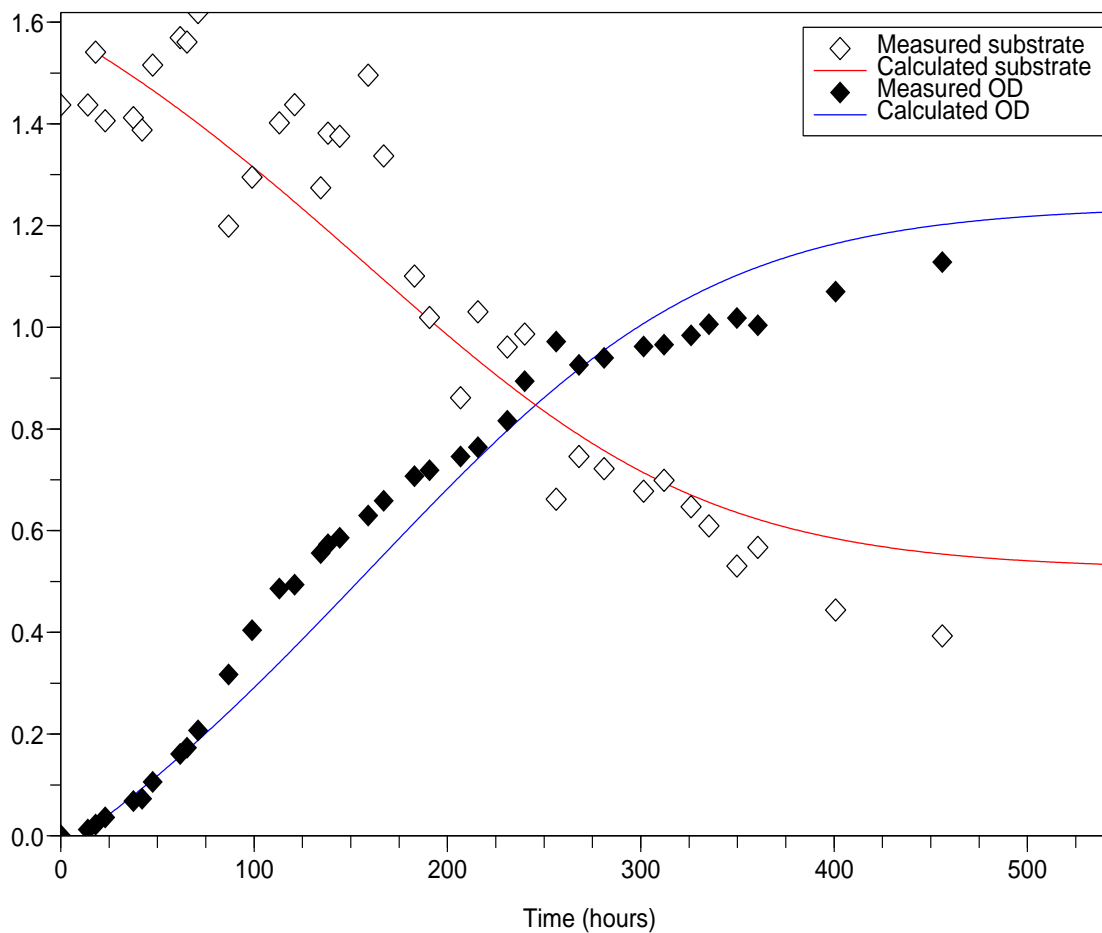
# Ajustement des données



# Ajustement des données



Bradyrhizobium Japonicum



## Cultures mixtes

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{S} = - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(S)}{Y_i} X_i + \sum_{i=1}^n \lambda_i (1 - \delta_i) m_i X_i \\ \dot{X}_i = (\mu_i(S) - m_i) X_i \\ \dot{X}_{di} = \delta_i m_i X_i \end{array} \right.$$

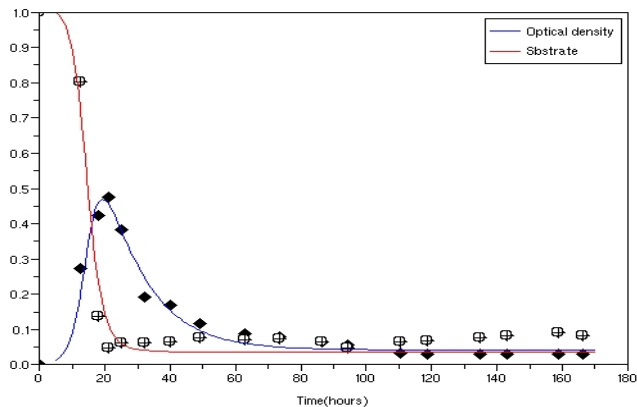
Sous l'hypothèse  $\frac{1}{Y_i} > \lambda_i, \quad i = 1 \dots n$

- Les expériences sont réalisées en triplicats et à densités égales de chaque espèce.

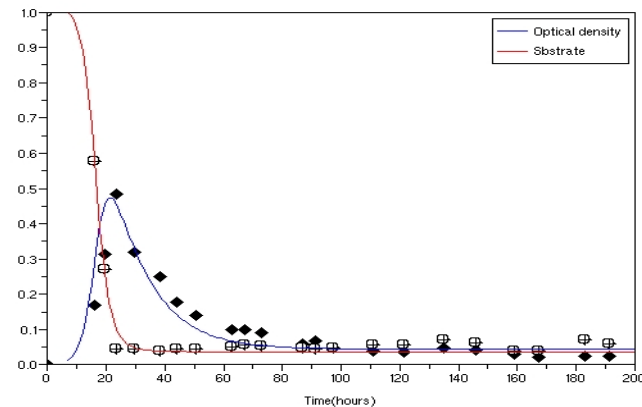
# Résultats DO



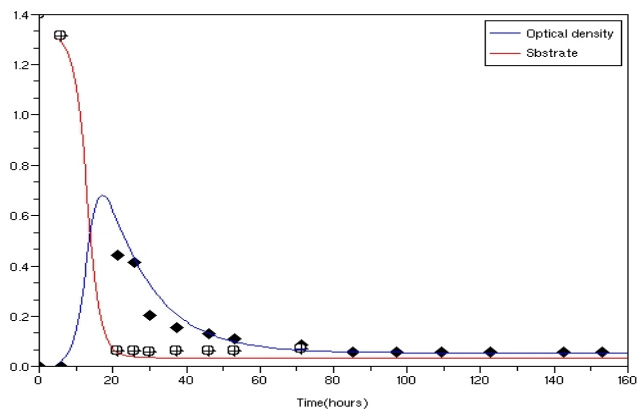
P. Bacillus - X. Axonopodis



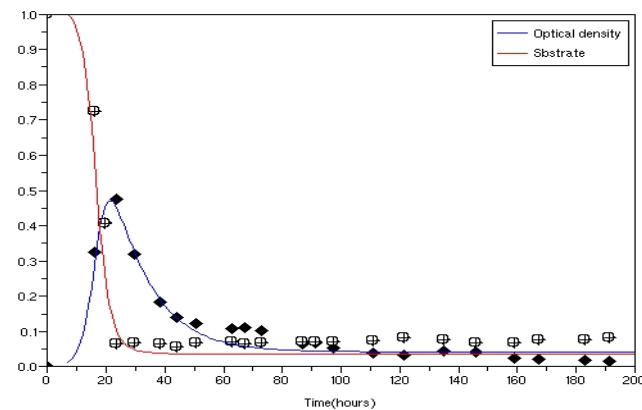
P. Bacillus - P. Syringae



P. Bacillus - Rhodococcus



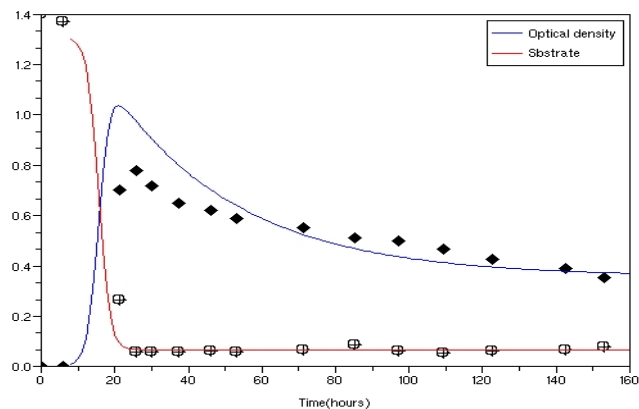
P. Bacillus - B. Japonicum



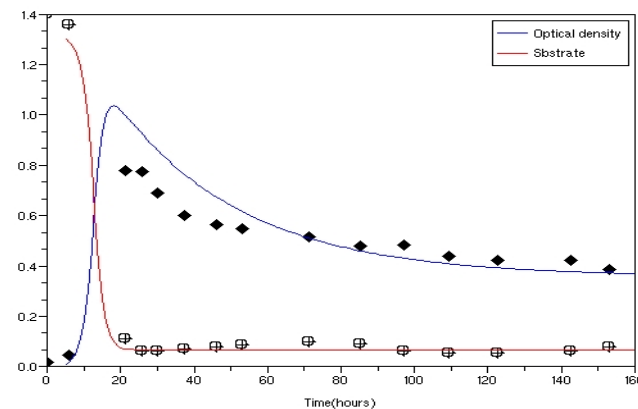
# Résultats DO



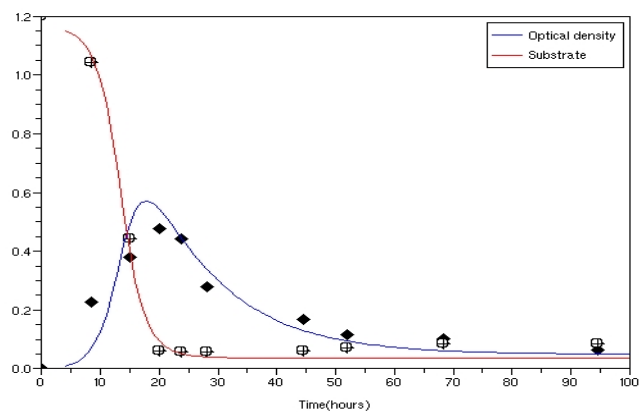
P. Syringae – Rhodococcus



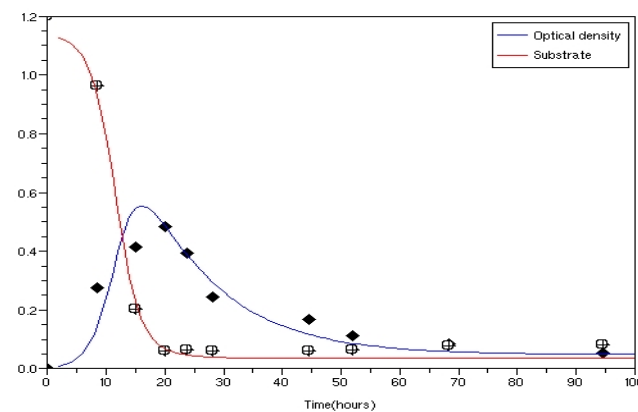
P. Syringae – B. Japonicum



Bacillus – Japonicum – Rhodococcus



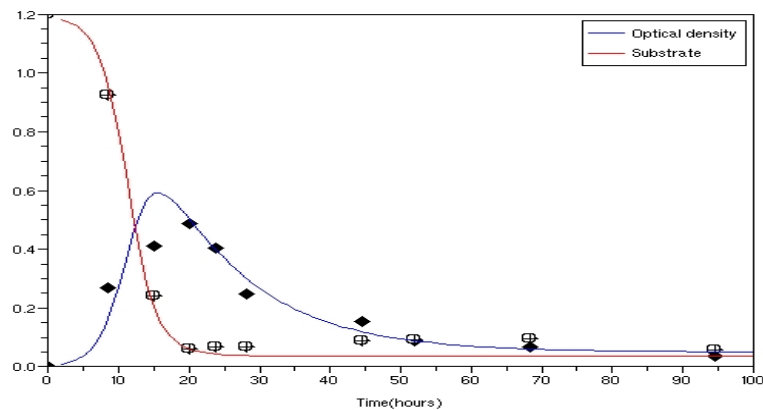
Bacillus – Axonopodis – Japonicum



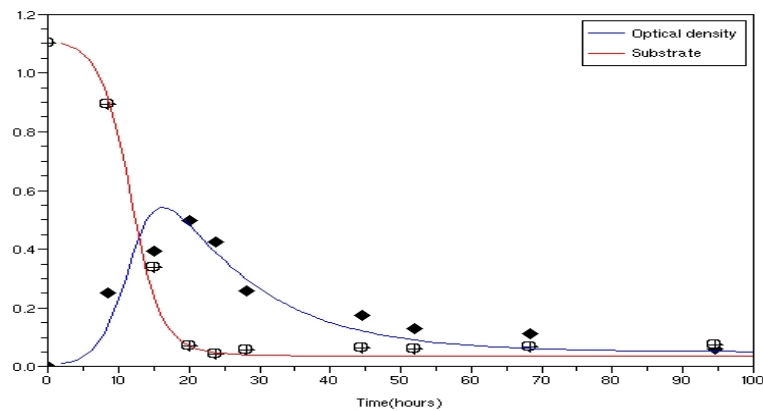
# Résultats DO



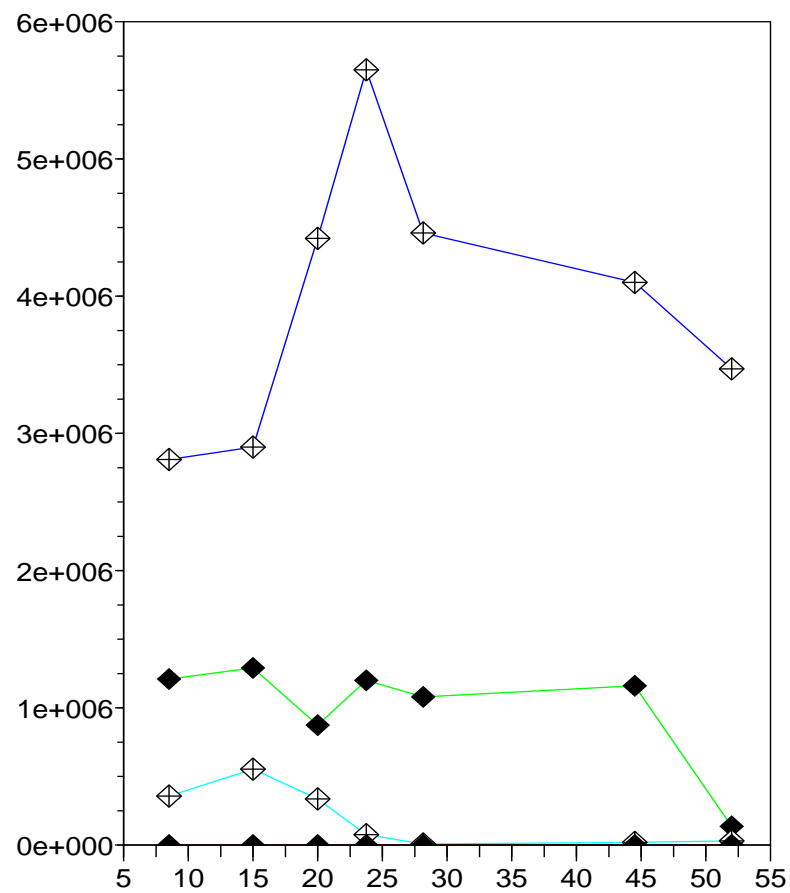
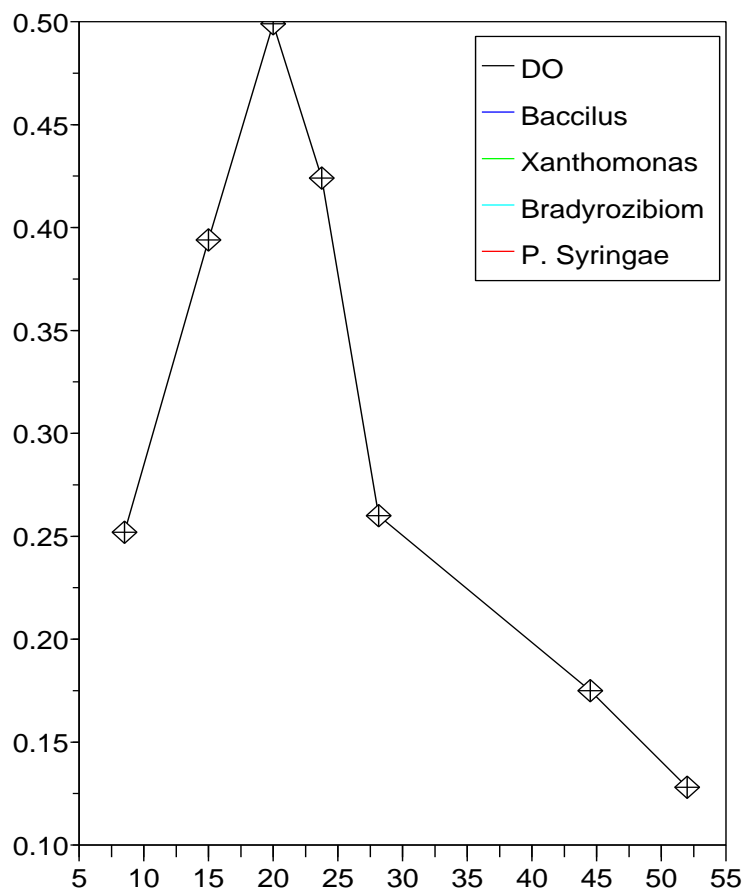
Bacillus-Axonopodis-Rhodococcus



5 Strains

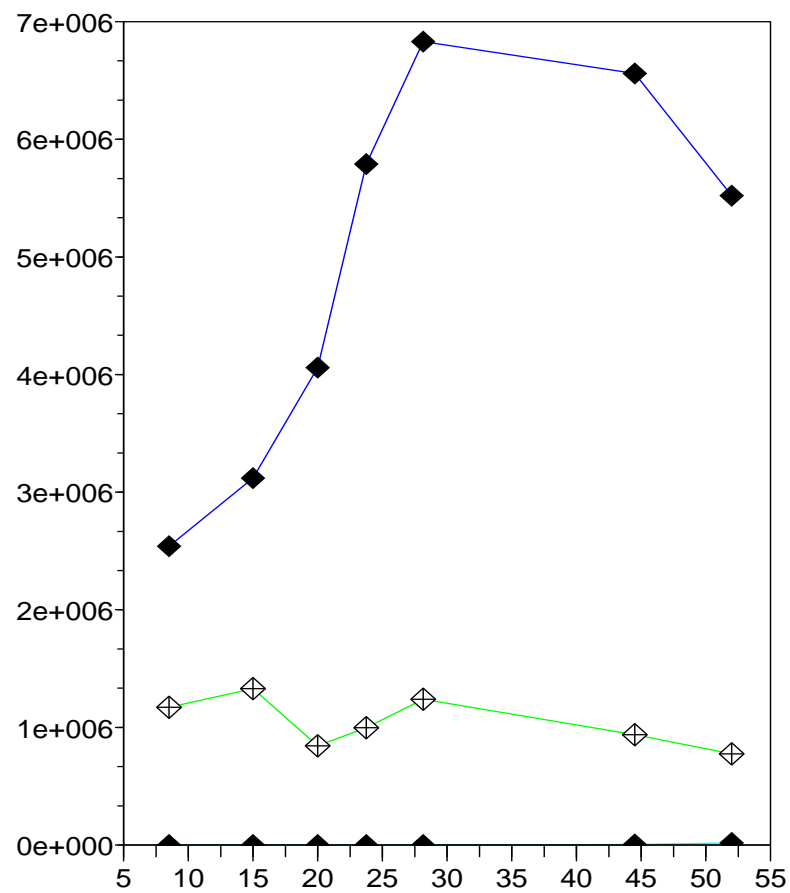
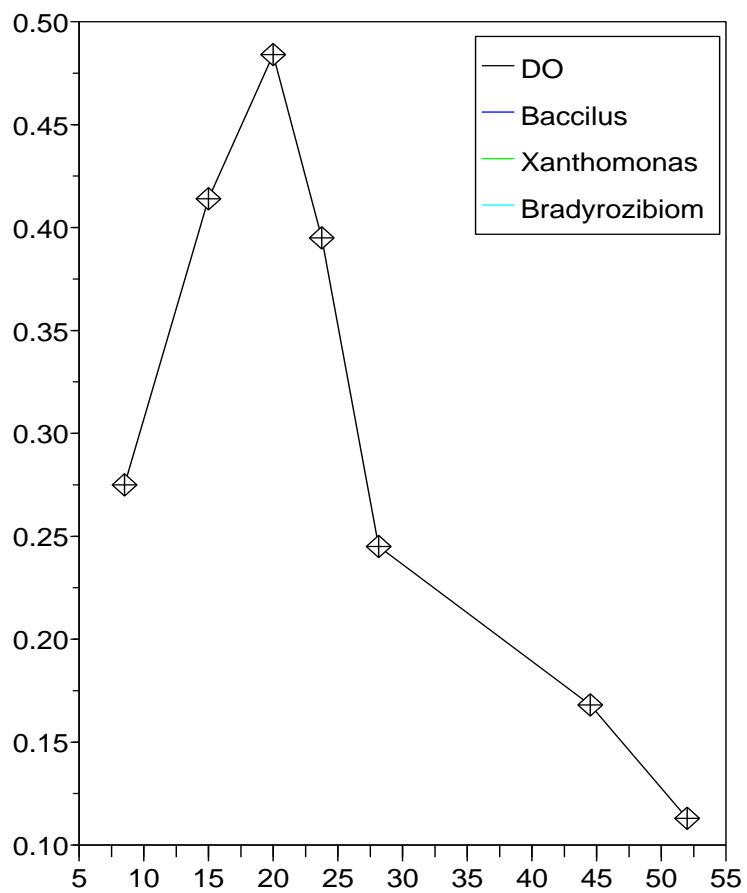


# Résultats qPCR

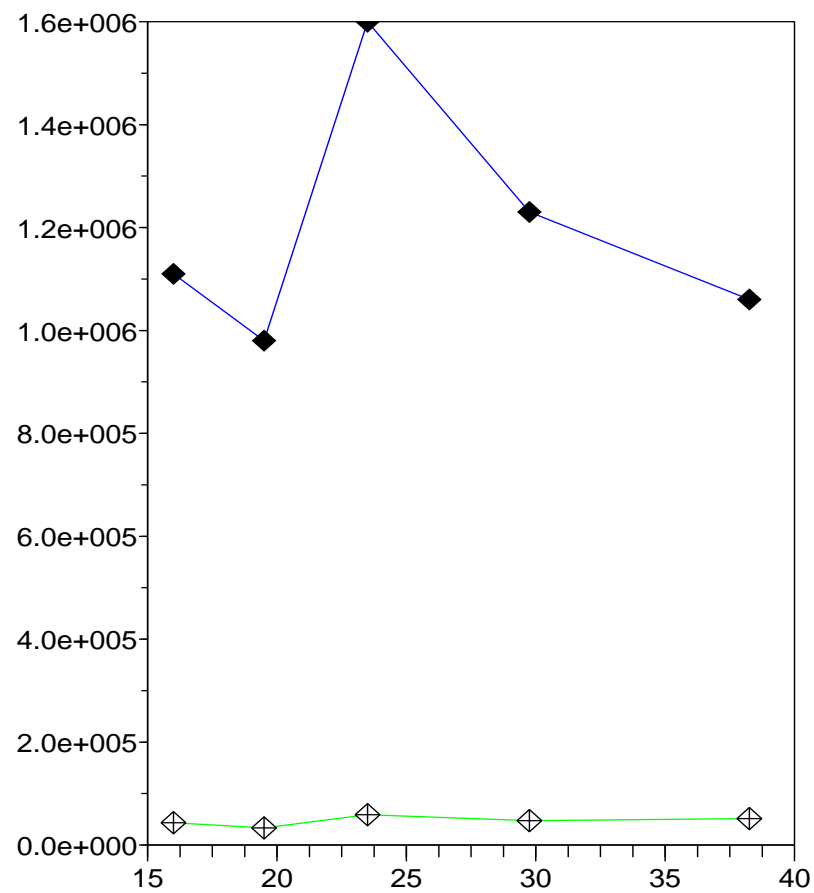
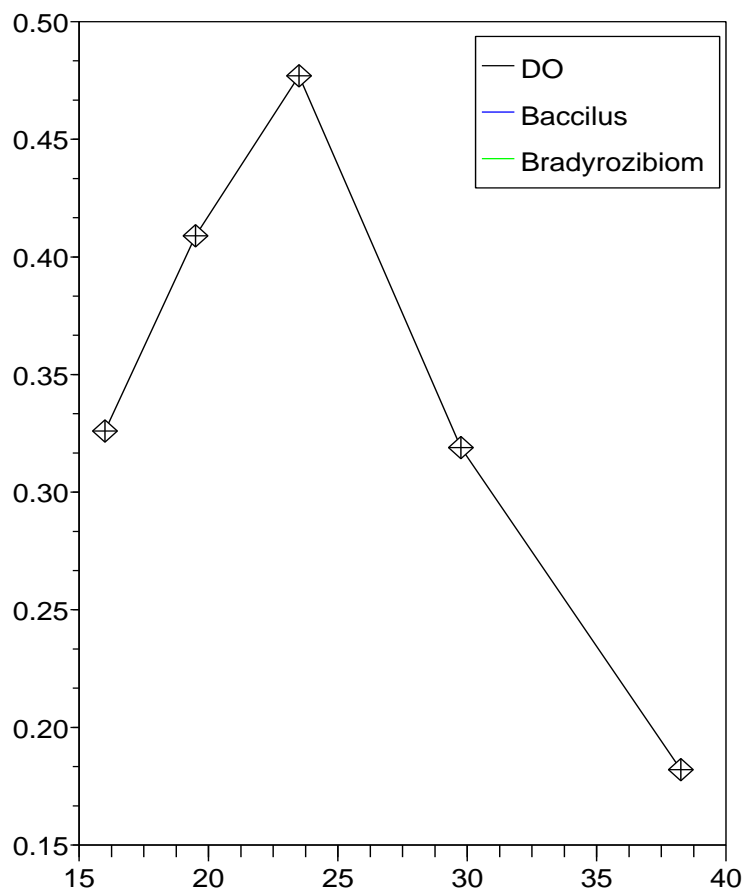




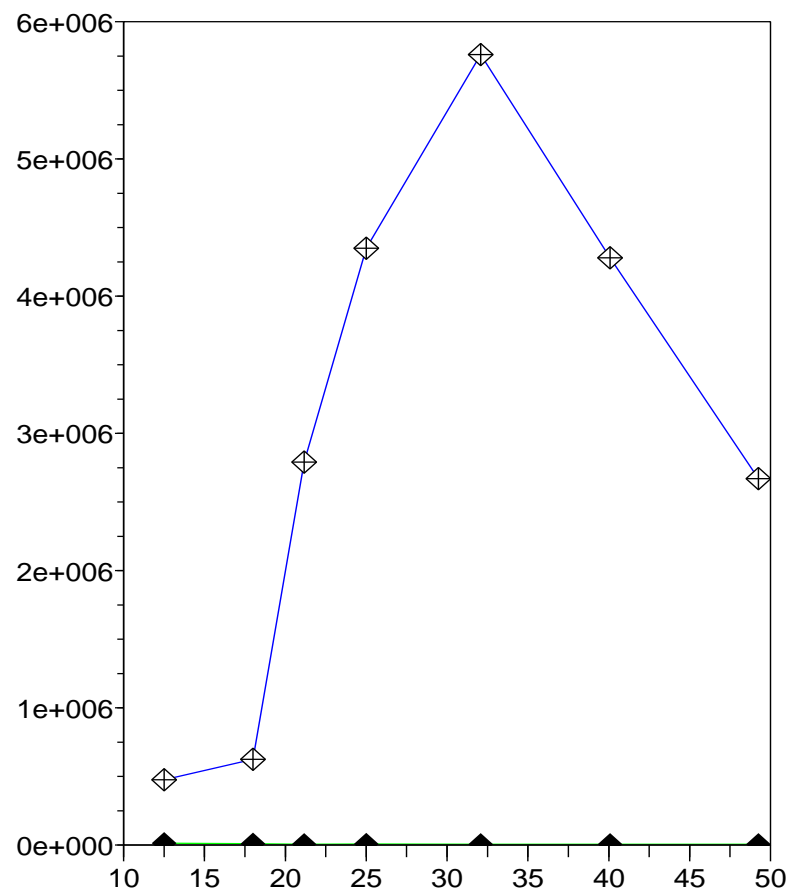
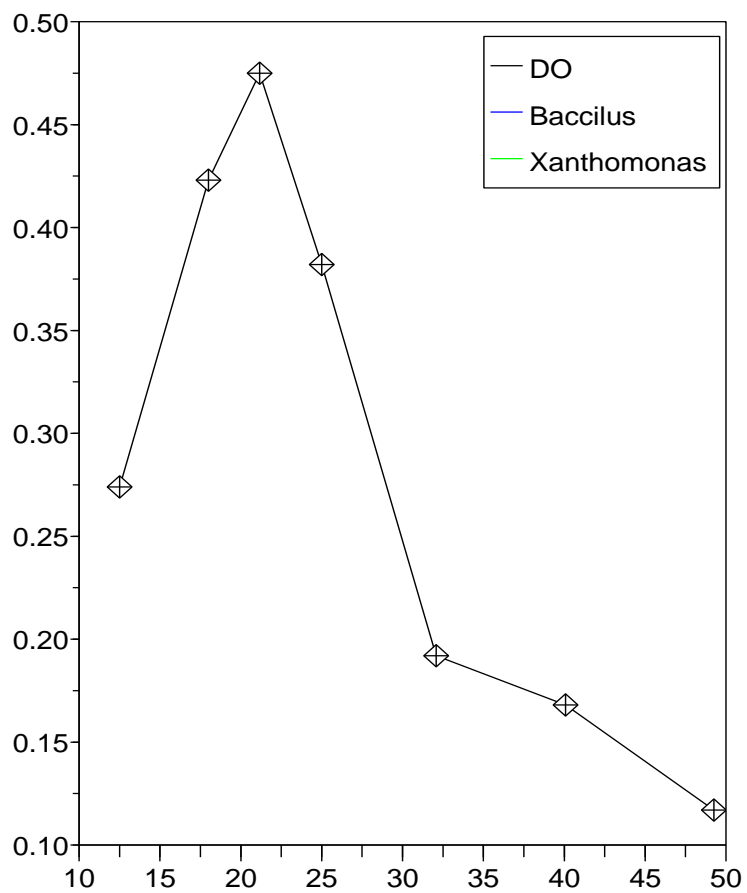
# Résultats qPCR



# Résultats qPCR



# Résultats qPCR



## Questions d'observabilité

$S$  substrat,  $X$  cellules viables et  $X_d$  cellules non viables.

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{S} = -\frac{\mu(S)}{Y} X + \lambda(1 - \delta) m X \\ \dot{X} = \mu(S) X - m X \\ \dot{X}_d = \delta m X \end{array} \right.$$

$$S(0) = S_0 > 0, \quad X(0) = X_0 > 0 \quad \text{et} \quad X_d(0) = 0.$$

## Forme simplifiée

$$s = S, x = \frac{X}{Y}, x_d = \frac{X_d}{Y}, a = (1 - \delta)m \text{ et } k = \lambda Y$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{s} = -\mu(s)x + kax \\ \dot{x} = \mu(s)x - mx \\ \dot{x}_d = mx - ax \end{array} \right. \quad a < m \quad \text{et} \quad k < 1$$

Soit  $\bar{s} = \mu^{-1}(m)$  ou  $+\infty$ . Les trajectoires convergent asymptotiquement vers  $E^* = (s^*, 0, \frac{m-a}{m-ka}(s_0 + x_0 - s^*))$  avec  $s^* \leq \min(s_0 + x_0, \bar{s})$

## Questions d'observabilité

$$\begin{cases} \dot{s} &= -\mu(s) x + k a x \\ \dot{x} &= \mu(s) x - m x \\ \dot{x}_d &= m x - a x \end{cases} \quad y = \begin{pmatrix} s \\ x + x_d \end{pmatrix}$$

### Hypothèses

- $\mu(\cdot)$  et  $k$  sont connus
- $(m, a, k) \in [m^-, m^+] \times [a^-, a^+] \times [k^-, k^+]$

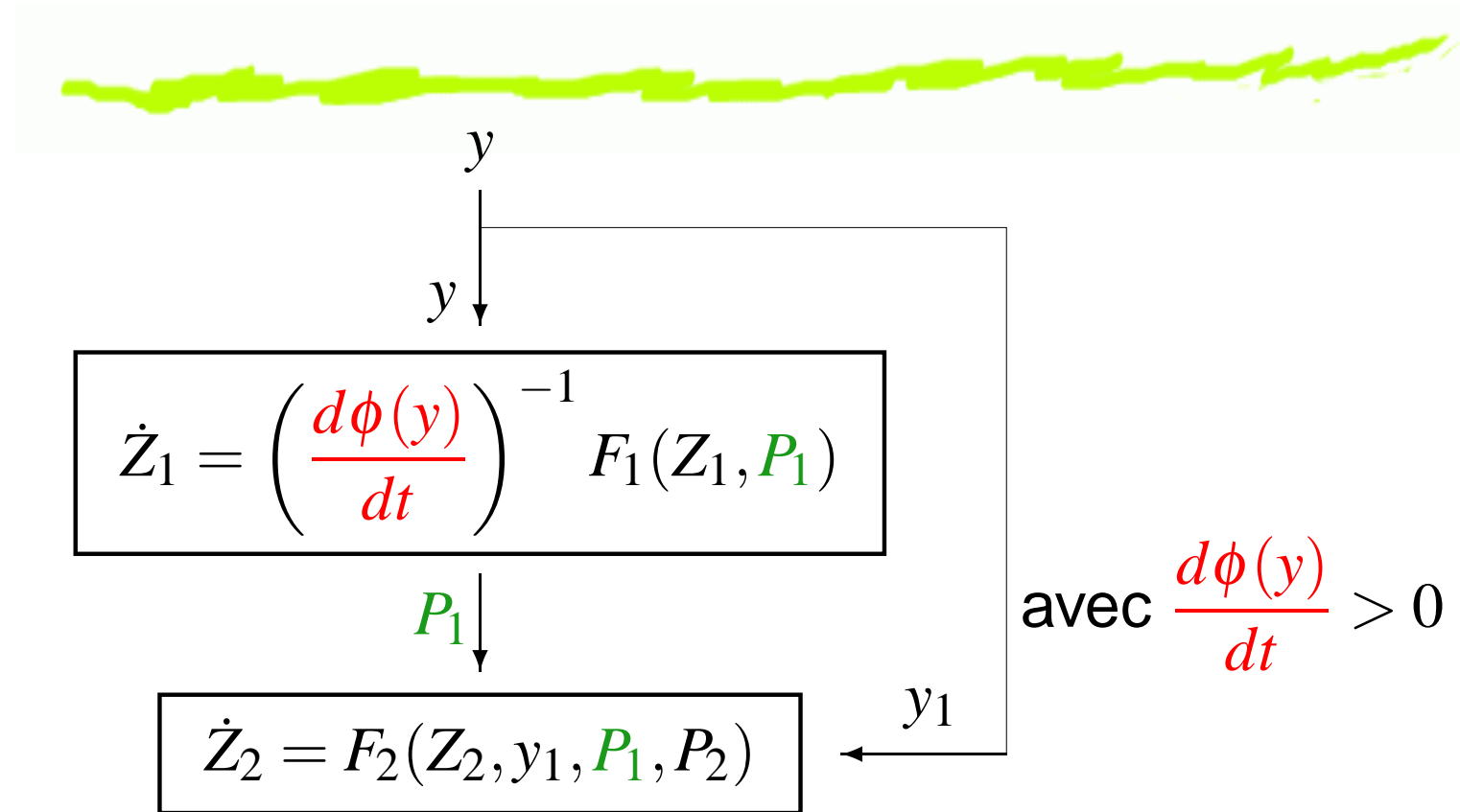
**Objectif** Reconstruction de  $m, a, k, x(\cdot)$  et  $x_d(\cdot)$

# Identifiabilité structurelle

$$\left\{ \begin{array}{l} m = \mu(y_1) - \frac{\ddot{y}_1 + \ddot{y}_2}{\dot{y}_1 + \dot{y}_2} \\ x = \frac{\ddot{y}_2 - (\mu(y_1) - m) \dot{y}_2}{\mu'(y_1) \dot{y}_1} \\ x_d = y_2 - x \\ a = \mu(y_1) - \frac{\dot{y}_2}{x} \\ k = \frac{\mu(y_1)}{a} + \frac{\dot{y}_1}{ax} \end{array} \right.$$

$$\text{Si } \begin{pmatrix} s \\ x \\ x_d \end{pmatrix} \neq E^*$$

# Structure de la dynamique



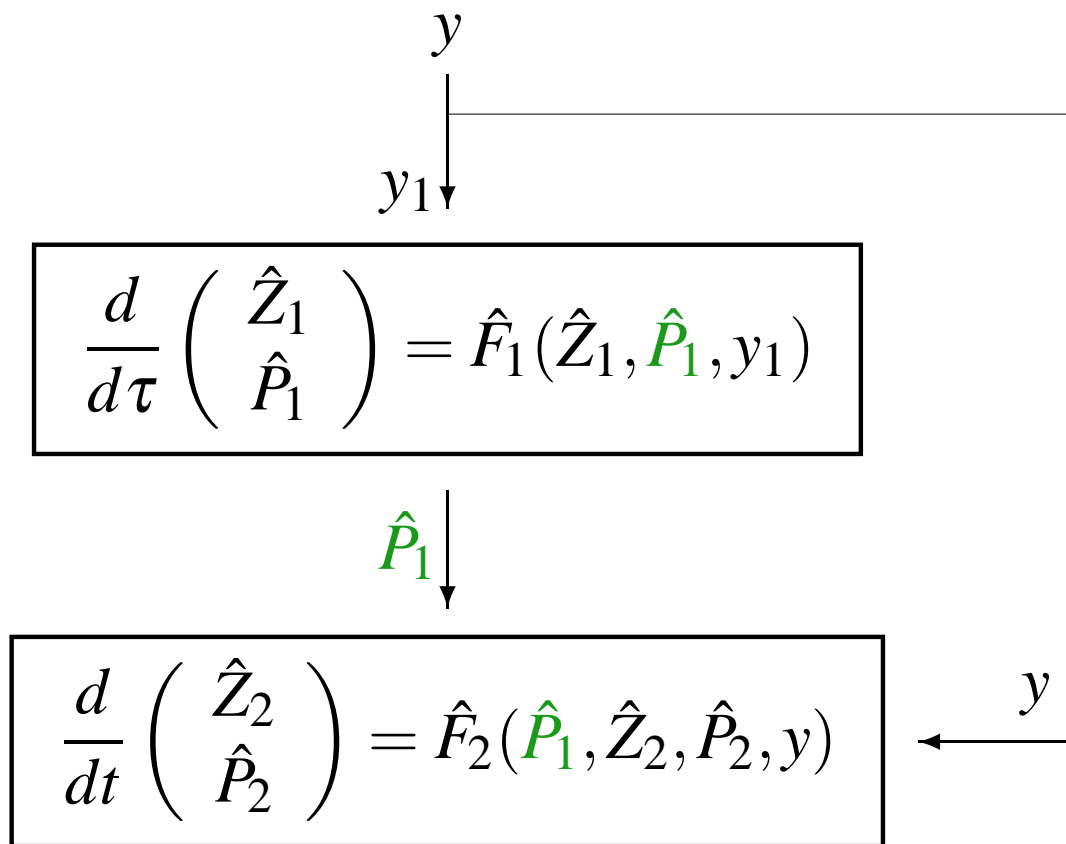
$(Z_1, P_1)$  est observable pour la dynamique  $(F_1, H_1)$

$(Z_2, P_2)$  est observable pour la dynamique  $(F_2, H_2)$ ,  $P_1$  connu



## Structure d'un observateur en cascade

$$\tau(t) = \phi(y(t)) - \phi(y(0))$$



## Structure de la dynamique

$\tau(t) = y_1(0) + y_2(0) - y_1(t) - y_2(t)$ .  $\tau(\cdot)$  est une fonction croissante à valeurs dans  $[0, \bar{\tau})$  où  $\bar{\tau} = \lim_{t \rightarrow +\infty} \tau(t) < +\infty$ .

$$\frac{ds}{d\tau} = \frac{k}{1-k} - \frac{1}{a(1-k)} \mu(s) = \alpha - \beta \mu(s)$$

$$\xi = \begin{pmatrix} s \\ \frac{ds}{d\tau} \\ \frac{d^2s}{d\tau^2} \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, C = (0 \ 0 \ 1), v = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

# Structure de la dynamique



$$\begin{cases} \frac{d\xi}{d\tau} = A \xi + \varphi(y_1, \xi)v \\ y_1 = C\xi = \xi_1 \end{cases}$$

$$\varphi(y_1, \xi) = \frac{\xi_3^2}{\xi_2} + \xi_2 \xi_3 \frac{\mu''(y_1)}{\mu'(y_1)}. \quad \alpha \text{ et } \beta \text{ sont donnés par}$$

$$\alpha = l_\alpha(y_1, \xi) = \xi_2 - \frac{\xi_3 \mu(y_1)}{\xi_2 \mu'(y_1)}, \quad \beta = l_\beta(y_1, \xi) = -\frac{\xi_3}{\xi_2 \mu'(y_1)}$$

## Un premier observateur

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\hat{\xi}}{d\tau} = A \hat{\xi} + \tilde{\varphi}(y_1, \hat{\xi})v - \begin{pmatrix} 3\theta_1 \\ 3\theta_1^2 \\ \theta_1^3 \end{pmatrix} (\hat{\xi}_1 - y_1) \\ \hat{\alpha} = \tilde{l}_\alpha(y_1, \hat{\xi}), \quad \hat{\beta} = \tilde{l}_\beta(y_1, \hat{\xi}) \end{array} \right.$$

garantit une convergence pratique exponentielle pour  $\tau \in [0, \bar{\tau})$  et  $\theta_1$  suffisamment grand

## Structure de la dynamique

$$z = s + x + x_d = y_1 + y_2, \quad \zeta = \begin{pmatrix} z \\ \dot{z} \\ \ddot{z} \end{pmatrix} \text{ et}$$

$$\psi(y_1, \zeta, \alpha, \beta) = \frac{\zeta_3^2}{\zeta_2} + \mu'(y_1) (\beta \mu(y_1) - \alpha) \zeta_2^2$$

$$\begin{cases} \dot{\zeta} &= A \zeta + \psi(y_1, \zeta, \alpha, \beta) v \\ z &= C \zeta = y_1 + y_2 \end{cases}$$

$$\Rightarrow m = \mu(y_1) - \frac{\zeta_3}{\zeta_2} = l_m(y_1, \zeta), \quad x = -\beta \zeta_2, \quad x_d = y_2 - x$$

## Un second observateur

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{\hat{\zeta}} = A\hat{\zeta} + \tilde{\psi}(y_1, \hat{\zeta}, \alpha, \beta)v - \begin{pmatrix} 3\theta_2 \\ 3\theta_2^2 \\ \theta_2^3 \end{pmatrix} (\hat{\zeta}_1 - y_1 - y_2) \\ \hat{m} = \tilde{l}_m(y_1, \hat{\zeta}), \quad \hat{x} = -\beta\hat{\zeta}, \quad \hat{x}_d = y_2 - \hat{x} \end{array} \right.$$

garantit une convergence exponentielle dès que  $\alpha, \beta$  sont parfaitement connus et  $\theta_2$  est suffisamment grand

## Robustesse du second observateur

Si  $\alpha$  et  $\beta$  sont incertains, remplacés par  $\tilde{\alpha}(\cdot)$  et  $\tilde{\beta}(\cdot)$  tels que  $(\tilde{\alpha}(t), \tilde{\beta}(t)) \in [\alpha^-, \alpha^+] \times [\beta^-, \beta^+]$ ,  $\forall t \geq 0$  ainsi on a une *convergence pratique exponentielle*

$$|\hat{m}(t) - m| \leq \varepsilon + \bar{b}_2 e^{-\bar{c}_2 t} \|\hat{\zeta}(0) - \zeta(0)\|$$

$$|\hat{x}(t) - x(t)| \leq \varepsilon + \bar{d}_2 |\tilde{\beta}(t) - \beta| + \bar{b}_2 e^{-\bar{c}_2 t} \|\hat{\zeta}(0) - \zeta(0)\|$$

pour tout  $t \geq 0$

## Couplage à deux échelles de temps

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\hat{\xi}}{ds_1} = A\hat{\xi} + \tilde{\varphi}(y_1, \hat{\xi})v - \begin{pmatrix} 3\theta_1 \\ \theta_1^2 \\ \theta_1^3 \end{pmatrix} (\hat{\xi}_1 - y_1) \\ \frac{d\hat{\zeta}}{ds_2} = A\hat{\zeta} + \tilde{\psi}(y_1, \hat{\zeta}, \hat{\alpha}(s_2), \hat{\beta}(s_2))v - \begin{pmatrix} 3\theta_2 \\ \theta_2^2 \\ \theta_2^3 \end{pmatrix} (\hat{\zeta}_1 - y_1 - y_2) \end{array} \right.$$

garantit une convergence pratique exponentielle dès que  $\theta_1$  et  $\theta_2$  sont suffisamment grands



# Simulations numériques

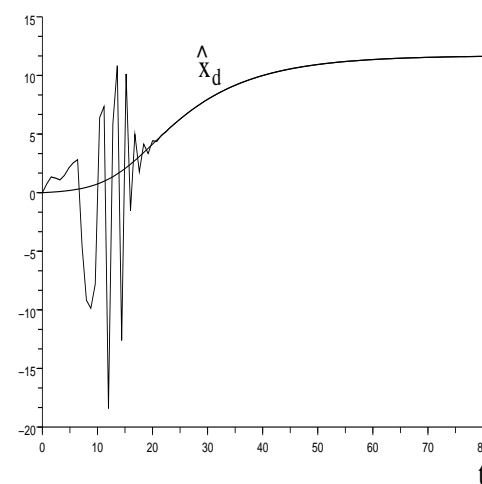
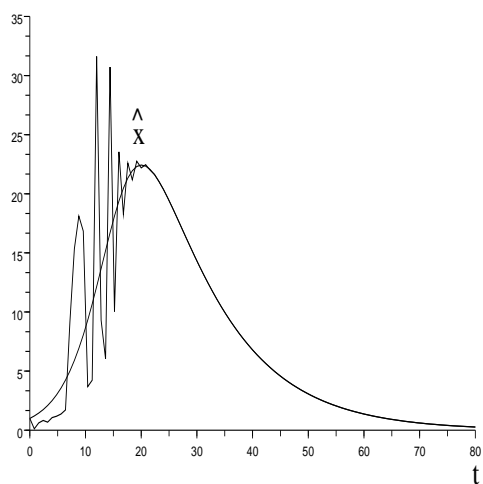
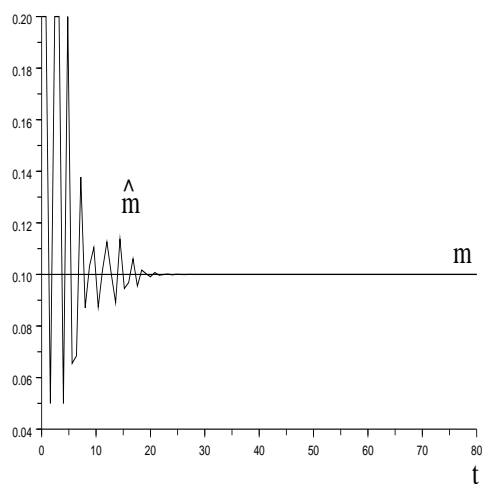
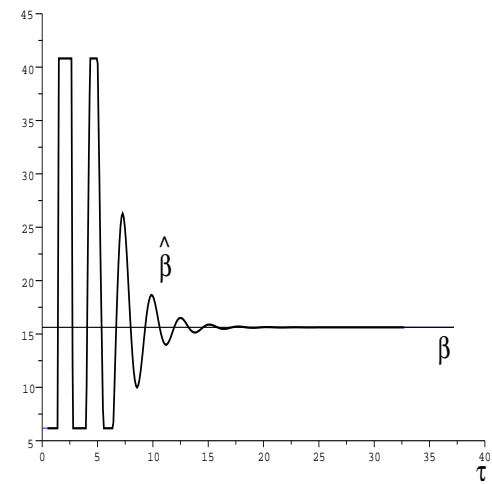
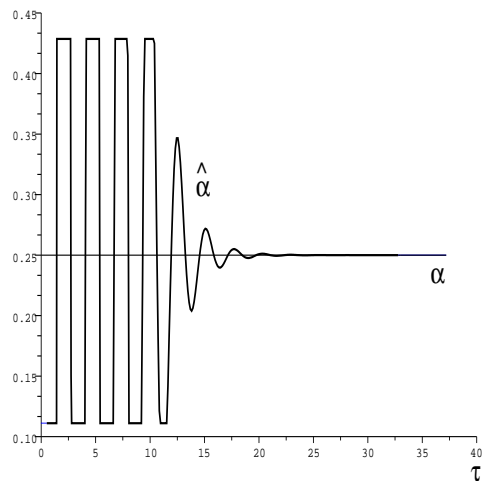
Taux de croissance :  $\mu(s) = \frac{\mu_{max}s}{k_s+s}$ ,  $\mu_{max} = 1$ ,  $K_s = 100$

Conditions initiales :  $s(0) = 50$ ,  $x(0) = 1$ ,  $x_d(0) = 0$

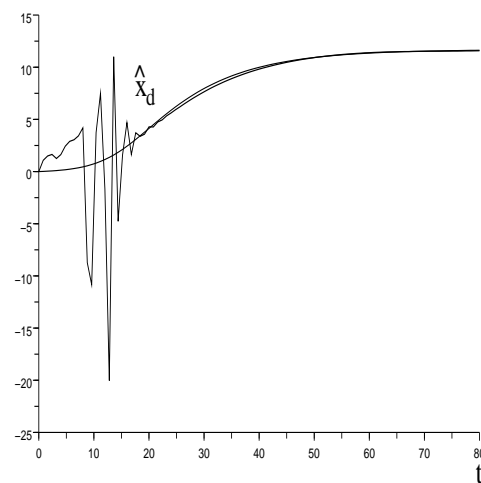
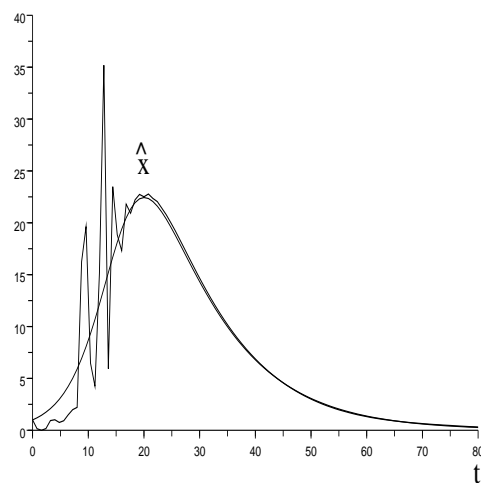
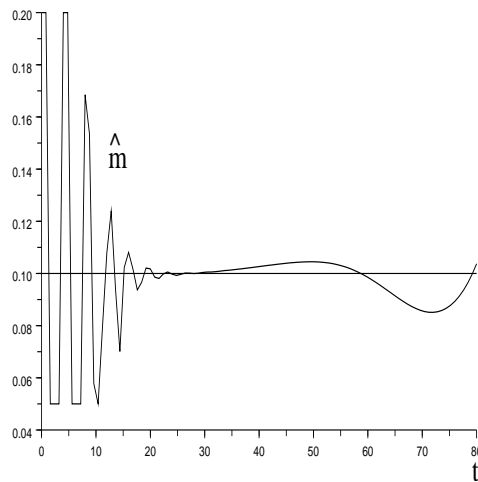
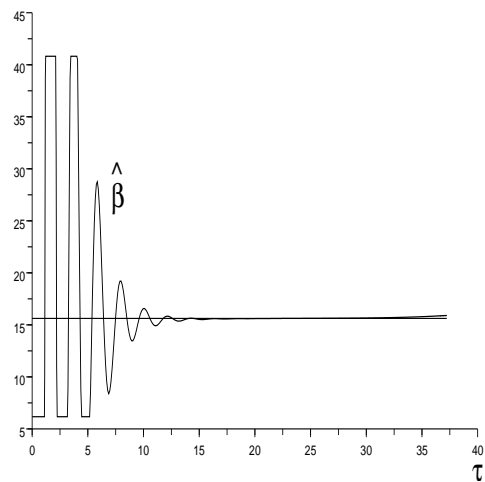
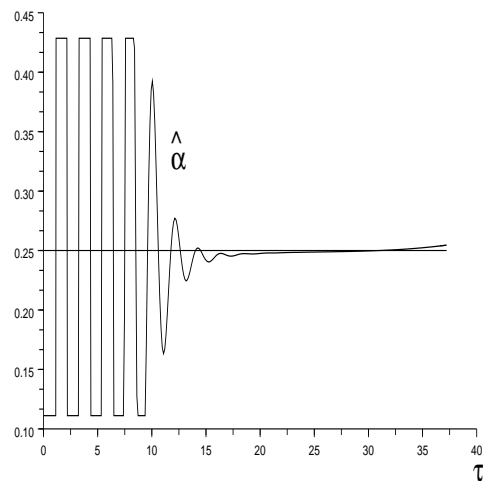
Gain :  $\theta_1 = 3$ ,  $\theta_2 = 2$

paramètre	$\delta$	k	m
valeur	0.2	0.2	0.1
bornes	[0.1, 0.3]	[0.1, 0.3]	[0.05, 0.2]

# Simulations numériques



# Simulations numériques



## *Conclusion et perspectives*



Culture en continu

Culture en batch

## Publications

1. **M. El Hajji and A. Rapaport** Practical coexistence of two species in the chemostat: a slow-fast characterization. *Math. Biosci.* 218(1), pp. 33-39
2. **M. El Hajji J. Harmand H. Chaker and C. Lobry** Association between competition and obligate mutualism in a chemostat. *J. Biol. Dynamics*, 3(6) pp. 635-647
3. **M. El Hajji, F. Mazenc and J. Harmand** A mathematical study of a syntrophic relationship of a model of anaerobic digestion process. *Math. Biosci. Eng.* 7(3) pp. 641-656
4. **M. El Hajji, L. Ranjard, P-A. Maron, V. Nowak, J. Harmand and A. Rapaport.** *How optical density measurements on artificially reconstituted soil ecosystems show the validity of the competitive exclusion principle.* (en cours de rédaction)
5. **M. El Hajji and A. Rapaport** Design of a cascade observer for a model of bacterial batch culture with nutrient recycling. *CAB 2010*
6. **M. El Hajji, T. Sari and J. Harmand** *Analysis of a mathematical model of syntrophic bacteria in a chemostat.* (en cours de rédaction)

## Remerciements

**Merci pour votre attention!**

**Je remercie également**

*Financement:*



*Laboratoires d'accueil :*

*UMR MISTEA, INRA Montpellier & UMR MSE, INRA Dijon*

*Projet :*

*INRA-INRIA projet 'MERE'*

*Ma femme, mes deux filles et mes parents en Tunisie!*

*Mes amis...!*