



HAL
open science

Approches probabilistes et numériques de modèles individus-centrés du chemostat

Coralie Fritsch

► **To cite this version:**

Coralie Fritsch. Approches probabilistes et numériques de modèles individus-centrés du chemostat. Probabilités [math.PR]. Université Montpellier 2, 2014. Français. NNT: . tel-02793371v2

HAL Id: tel-02793371

<https://theses.hal.science/tel-02793371v2>

Submitted on 30 Dec 2014 (v2), last revised 9 Sep 2016 (v3)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'**Université Montpellier II**

Préparée au sein de l'école doctorale **I2S**
Et de l'unité de recherche **MISTEA INRA**

Spécialité : **Biostatistique**

Présentée par **Coralie Fritsch**

**Approches probabilistes et numériques
de modèles individus-centrés
du chemostat**

Soutenue le 8 décembre 2014 devant le jury composé de

| | | |
|-------------------------|--|-----------------------|
| M. Michel BÉNAÏM | Professeur, Université de Neuchâtel | Examineur |
| M. Fabien CAMPILLO | Directeur de recherche, Inria | Co-directeur de thèse |
| M. Nicolas CHAMPAGNAT | Chargé de recherche, Inria | Examineur |
| M. Jean-François DELMAS | Professeur, École des Ponts ParisTech | Rapporteur |
| Mme. Benoîte DE SAPORTA | Professeure, Université de Montpellier 2 | Examinatrice |
| M. Jérôme HARMAND | Directeur de recherche, INRA | Co-directeur de thèse |
| Mme. Catherine LARÉDO | Directrice de recherche, INRA | Examinatrice |
| Mme. Michèle THIEULLEN | Maître de Conférence, Université Paris 6 | Rapporteur |

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier de tout coeur Fabien Campillo pour m'avoir encadrée durant ces trois années. Merci pour la confiance que tu m'as accordée tout au long de cette thèse, pour ta présence et ton soutien qui m'ont poussée à donner le meilleur de moi-même. Tu m'as guidée dans mes premiers pas dans la recherche de manière très professionnelle mais également très humaine, tu as toujours été à l'écoute de mes attentes et mes doutes. Merci pour tes précieux conseils. Cela a été un réel plaisir de travailler avec toi.

Je tiens aussi à remercier vivement Jérôme Harmand pour avoir co-encadré cette thèse dans la bonne humeur et m'avoir permis de mieux comprendre des problématiques issues de la biotechnologie.

Un grand merci également à Nicolas Champagnat pour avoir suivi mon travail, m'avoir conseillée, m'avoir permis de travailler avec toi et pour me donner la chance et le plaisir de poursuivre notre collaboration par un postdoc dans l'équipe Tosca à Nancy.

Je tiens à remercier Michèle Thiullen et Jean-François Delmas pour m'avoir fait l'honneur de rapporter cette thèse. Merci pour l'intérêt que vous avez porté à mon travail et pour vos commentaires très enrichissants qui m'ont permis d'améliorer la rédaction de ce manuscrit.

Je remercie Michel Benaïm de m'avoir fait l'honneur de présider mon jury de thèse. Je remercie également Benoîte De Saporta, Catherine Larédo et Nicolas Champagnat d'avoir participé à mon jury de thèse. Merci pour l'intérêt que vous avez porté à mes travaux.

Je tiens à remercier chaleureusement Pierre Pudlo pour avoir répondu à mes nombreuses questions, que ce soit à propos de la programmation orientée-objet ou des formalités administratives, ainsi que pour ton soutien dans mon travail.

Je remercie également Pascal Neveu, pour ses très bons conseils concernant la programmation et la valorisation logicielle.

Je remercie André Mas pour avoir soutenu ce projet de thèse. Merci à Alain Rapaport pour m'avoir accueillie dans votre équipe. Merci à Claude Lobry pour l'intérêt que vous avez porté à mon travail, notamment lors des comités de suivi de thèse. Merci à Tewfik

Sari et Antoine Rousseau pour votre soutien.

Je remercie Céline Casenave, Bertand Cloez et Laurence Fontana pour m'avoir permis de réaliser ce travail dans une ambiance très agréable. Merci également aux doctorants de l'équipe Modemic, Guilherme, Alejandro, Victor, Angelo, Radhouane et à tous les membres de l'équipe Gamma.

Merci à Otso Ovaskainen de l'Université de Helsinki pour notre collaboration et pour m'avoir accueillie pendant 2 mois et demi dans son laboratoire.

Je remercie Christian Lavergne pour m'avoir donnée l'opportunité d'assurer des TDs et TPs à l'Université Paul Valéry. Merci à Catherine Trottier, Cyrille Joutard et Laurent Piccinini pour nos collaborations dans la réalisation de ces enseignements.

Une thèse, c'est également beaucoup de soutien de ses proches. Je tiens de tout coeur à remercier mes amis. Merci à Pierre, Marine et Solène pour votre soutien à distance. Merci à Claire, on s'est soutenue mutuellement durant ces trois années, malgré les quelques centaines de kilomètres qui nous séparaient. Merci à Cisco pour ton soutien et tes encouragements durant ces trois années. Une thèse c'est également de très belles rencontres. Je remercie JP et Marion pour nos interminables parties de tarot, nos sorties plage et nos soirées bières. Merci à Enrique pour ta présence et ton soutien. Merci à Coralie pour nos nombreuses sorties au café des arts (merci aussi à Léo et Vince pour nous avoir toujours bien accueillies!). Je pense aussi à Mathieu et à notre soutien mutuel pendant la "galère" de fin de thèse ensemble. Mes remerciements vont également à Sanae, Saad, Arnaud, Charlotte, Mario.

Enfin, je tiens à remercier de tout coeur les membres de ma famille pour leur soutien. Merci à mes parents, sans qui je n'aurai pas accompli tout ce que j'ai fait jusqu'à aujourd'hui.

Résumé

Dans une première partie, nous proposons un nouveau modèle de chemostat dans lequel la population bactérienne est représentée de manière individu-centrée, structurée en masse, et la dynamique du substrat est modélisée par une équation différentielle ordinaire. Nous obtenons un processus markovien que nous décrivons à l'aide de mesures aléatoires. Nous déterminons, sous une certaine renormalisation du processus, un résultat de convergence en loi de ce modèle individu-centré hybride vers la solution d'un système d'équations intégro-différentielles. Dans une seconde partie, nous nous intéressons à des modèles de dynamiques adaptatives du chemostat. Nous reprenons le modèle individu-centré étudié dans la première partie, auquel nous ajoutons un mécanisme de mutation. Sous des hypothèses de mutations rares et de grande population, les résultats asymptotiques obtenus dans la première partie nous permettent de réduire l'étude d'une population mutante à un modèle de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant. Nous étudions la probabilité d'extinction de cette population mutante. Nous décrivons également le modèle déterministe associé au modèle individu-centré hybride avec mutations et nous comparons les deux approches, stochastique et déterministe ; notamment nous démontrons qu'elles mènent au même critère de possibilité d'invasion d'une population mutante dans une population résidente. Nous présentons des simulations numériques illustrant les résultats mathématiques obtenus.

Mots Clés : modèle individu-centré, processus de Markov, chemostat, convergence étroite, dynamiques adaptatives, fitness d'invasion.

Abstract

In the first part, we propose a new chemostat model in which the bacterial population is mass structured and individual-based and the substrate dynamics are modeled by an ordinary differential equation. We obtain a Markov process which we describe as random measures. We determine, under a certain normalization of the process, a result of convergence in distribution towards the solution of a system of integro-differential equations. In the second part, we are interested in adaptive dynamic models of the chemostat. We add a mutation mechanism to the individual-based model which was studied in the first part. Under rare mutations and large population size hypotheses, the asymptotical result of the first part allows us to reduce the study of the mutant population to a growth-fragmentation-washout model in a constant environment. We study the extinction probability of this mutant population. We also describe the deterministic model related to the hybrid individual-based model with mutations and we compare these two approaches (stochastic and deterministic). In particular we prove that the two approaches lead to the same invasion criteria of a mutant population in a resident population. We present numeric simulations in order to illustrate the mathematical results.

Key words : individual-based model, Markov process, chemostat, weak convergence, adaptive dynamics, invasion fitness.

Table des matières

| | |
|---|-----------|
| Notations | i |
| 1 Introduction | 1 |
| 1.1 Les modèles de chemostat | 4 |
| 1.2 Convergence du processus microscopique et simulation | 7 |
| 1.3 Dynamiques adaptatives | 7 |
| 1.4 Perspectives | 9 |
| 2 Les modèles de chemostat | 11 |
| 2.1 Le modèle différentiel classique | 11 |
| 2.2 Le modèle intégro-différentiel | 12 |
| 2.3 Le processus de naissance et mort | 15 |
| 2.4 Le modèle individu-centré | 17 |
| 2.4.1 Description de la dynamique | 17 |
| 2.4.2 Algorithme | 21 |
| 2.4.3 Notations | 23 |
| 2.4.4 Processus microscopique | 26 |
| 3 Convergence du processus microscopique | 37 |
| 3.1 Renormalisation du processus | 38 |
| 3.2 Étude du processus renormalisé | 39 |
| 3.3 Résultat de convergence | 43 |
| 3.4 Existence d'une densité pour le modèle intégro-différentiel | 51 |
| 4 Dynamiques adaptatives | 55 |
| 4.1 Deux modèles individu-centrés | 57 |
| 4.1.1 Chemostat avec mutations | 57 |
| 4.1.2 Modèle de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant | 63 |

| | | |
|----------|--|------------|
| 4.2 | Deux modèles intégro-différentiels | 76 |
| 4.2.1 | Chemostat avec mutations | 76 |
| 4.2.2 | Modèle de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant | 78 |
| 4.3 | Lien entre les approches probabiliste et déterministe | 79 |
| 4.3.1 | Processus microscopique et problème aux valeurs propres | 80 |
| 4.3.2 | Fitness | 88 |
| 4.4 | Étude de la probabilité d’extinction en fonction du milieu | 93 |
| 5 | Simulations | 99 |
| 5.1 | Modèles de chemostat | 99 |
| 5.1.1 | Discrétisation du chemostat intégro-différentiel | 99 |
| 5.1.2 | Paramètres de simulation | 101 |
| 5.1.3 | Comparaison de l’IBM et de l’EID | 101 |
| 5.1.4 | Comparaison de l’IBM, de l’EID et de l’EDO | 106 |
| 5.1.5 | Étude du lessivage | 109 |
| 5.1.6 | Implémentation | 114 |
| 5.2 | Modèle déterministe de chemostat avec mutations | 116 |
| 5.2.1 | Le modèle | 117 |
| 5.2.2 | Paramètres de simulation | 117 |
| 5.2.3 | Résultats | 118 |
| | Annexe | 125 |
| A | L’espace des mesures finies | 125 |
| A.1 | Caractérisation de la convergence en loi dans $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E)$ | 125 |
| A.2 | Topologie de Skorohod | 127 |
| A.3 | Convergences en loi dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), \acute{e}))$ | 128 |
| | Bibliographie | 131 |

Notations

Soit E un espace métrique localement compact. $\mathbb{D}(E, F)$ désigne l'ensemble des fonctions càdlàg de E à valeurs dans F . Nous désignerons par $C_0(E)$ (resp. $C_K(E)$ et $C_b(E)$) l'ensemble des fonctions réelles continues tendant vers 0 à l'infini (resp. à support compact, bornées).

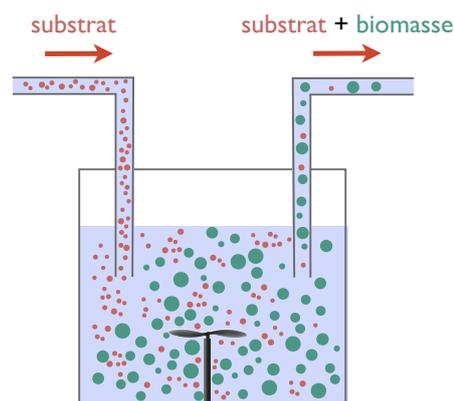
- Paramètres du chemostat et de la population bactérienne :
 - ◇ D taux de soutirage, b taux de division, g vitesse de croissance des bactéries ;
 - ◇ ρ_s dynamique du substrat ;
 - ◇ $\mu(x)$ fonction de croissance (exemple fonction de Monod) ;
 - ◇ noyau de division des bactéries $Q(d\alpha) = q(\alpha) d\alpha$;
 - ◇ γ probabilité de mutation des bactéries, $\kappa(c, h) dh$ noyau de mutation des bactéries.
- État du chemostat : S_t concentration en substrat, Y_t concentration bactérienne (biomasse), $\xi_t(dx) = r_t(x) dx$ densité de population en masse (modèle intégro-différentiel), $\nu_t(dx)$ population bactérienne (modèle individu-centré).
- Notations individu-centrées : i, j indices des individus ; $x, y, z \dots$ masses des individus ; M masse maximale d'un individu ; c trait d'un individu, à l'instant t on note,
 - ◇ N_t taille de la population ;
 - ◇ $\nu_t(dx) = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}(dx)$ ou $\nu_t(dc, dx) = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{C_t^i, X_t^i}(dc, dx)$, où X_t^i est la masse de l'individu i et C_t^i son trait ;
 - ◇ $\bar{\nu}_t(dx) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}(dx)$, $\bar{\nu}_t(dx) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{C_t^i, X_t^i}(dx)$ les populations renormalisées ;
 - ◇ $\eta_t(dx) = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}(dx)$ modèle réduit de $\nu_t(dc, dx) = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{C_t^i, X_t^i}(dc, dx)$;
 - ◇ \mathcal{N}_k mesures aléatoires poissonniennes d'intensité n_k représentant les entrées à événements discrets des modèles individu-centrés ;
 - ◇ \mathcal{L} générateur infinitésimal.
- Notation du modèle intégro-différentiel réduit :
 - ◇ \mathcal{G} opérateur, \mathcal{G}^* son adjoint ;
 - ◇ $m_t(x)$ densité de population en masse ;
 - ◇ Λ valeur propre ;
 - ◇ \hat{u}, \hat{v} , vecteurs propres.

Chapitre 1

Introduction

Le chemostat

Le chemostat, développé en 1950 par Novick et Szilard [54] et Monod [52] pour étudier la croissance de populations de micro-organismes, est un dispositif expérimental dans lequel des micro-organismes (bactéries, micro-algues,...) se développent en consommant une ressource limitante, le *substrat*. Un apport en alimentation est assuré de manière constante et continue. Une sortie, assurée par une pompe, permet de préserver le volume constant. Le contenu du chemostat est continuellement agité de façon à ce que le mélange puisse être considéré comme parfaitement homogène.



Le chemostat joue un rôle important aussi bien en microbiologie qu'en biotechnologie. Ce procédé est utilisé notamment pour l'étude de croissance de micro-organismes [2] ainsi que leurs adaptations évolutives [66], mais aussi, à une échelle industrielle, par exemple pour le traitement des eaux usées [6].

Le modèle de base du chemostat est relativement simple [61], il contient deux variables d'état et peu de paramètres. Il existe toutefois de nombreuses extensions prenant en compte la formation de floccs, de biofilms, etc. Par exemple, dans le domaine du traitement des eaux usées par voie anaérobie, les acteurs du domaine s'appuient sur un modèle dit ADM1 (Anaerobic Digestion Model No 1) contenant plusieurs dizaines de variables et paramètres [5].

Les bioréacteurs fonctionnant selon ce mode sont maintenus dans des conditions de mélange parfait et dans des régimes d'exploitation permanents où les populations bactériennes sont de très grandes tailles.

Ces caractéristiques permettent à ces procédés d'être modélisés par des systèmes différentiels déterministes, dans la mesure où en grandes populations et dans certaines situations, l'aléa démographique peut être négligé. De plus les conditions de mélange parfait permettent de négliger la répartition spatiale et d'exprimer ces modèles en terme de concentrations moyennes au sein du chemostat. Dans sa version la plus simple, le modèle du chemostat s'exprime sous la forme d'un système de deux équations différentielles couplées, pour les concentrations respectives en biomasse et en substrat [61]. Cette approche s'étend à plusieurs espèces bactériennes et à plusieurs substrats. La simplicité des modèles ainsi proposés a permis de faire appel à des outils efficaces de l'automatique et a permis d'améliorer les procédés biotechnologiques associés. Il semble maintenant toutefois nécessaire de faire progresser ces modèles. Plusieurs pistes sont possibles comme celle consistant à prendre en compte les différentes sources d'aléa ou certaines structururations de la population bactérienne ainsi que sa nature discrète. Tous ces aspects avaient en effet été négligés dans les modèles précédents.

De plus le développement plus récent des technologies dites "omiques" telles que la génomique et le séquençage de l'ADN à grande échelle est à la base d'un regain d'intérêt pour les techniques de type chemostat [36]. Ces cultures bactériennes sont notamment un modèle de laboratoire d'étude des phénomènes de sélection et d'évolution.

Au-delà de ces modèles fondés sur les équations différentielles déterministes, qui négligent toute structuration des populations bactériennes, sont également apparus dans les années 60 et 70 des modèles de croissances bactériennes structurés en taille ou en masse, fondés sur des équations intégral-différentielles [25, 56], voir également la monographie de Ramkrishna [57] sur ces équations dites de bilan de population (*population balance equations*) pour des modèles de croissance-fragmentation.

Quelques travaux sont consacrés à la modélisation stochastique du chemostat. Crump et O'Young [13] proposent un modèle de sauts purs pour la biomasse couplé à une équation différentielle pour le substrat. Stephanopoulos *et al.* [62] proposent un modèle avec fluctuations aléatoires du taux de dilution, le bruit est alors plutôt de nature environnemental,

alors que dans le modèle précédent il était plutôt de nature démographique. Grasman *et al.* [29] proposent un modèle de chemostat à 3 niveaux trophiques où l'aléa n'apparaît que dans le niveau supérieur. Imhof et Walcher [41] proposent également un modèle de chemostat stochastique mais, comme dans les modèles précédents, le bruit est additionné au modèle déterministe classique. En revanche, Campillo *et al.* [9] font émerger le bruit démographique à partir d'une description de la dynamique à l'échelle microscopique.

Les modèles individu-centrés

On s'intéresse dans cette thèse à des modèles individu-centrés (IBM pour *Individual-Based Model*) de chemostat. En contraste avec les modèles déterministes et en variables continues, les IBM sont le plus souvent stochastiques et avec des variables toutes ou en partie discrètes. Ces modèles sont généralement plus lourds à simuler et difficiles à analyser, mais ils permettent de rendre compte de phénomènes inaccessibles à l'aide des premiers modèles. La majorité des IBM sont décrits dans un premier temps en "langage naturel" à l'aide de règles simples exprimées au niveau de l'individu. Ils peuvent alors se décliner en modèles informatiques décrits de façon algorithmique. Il est important de noter que cette approche de modélisation n'est à l'origine pas mathématique, elle a été notamment popularisée par Huston *et al.* [39], DeAngelis et Gross [17], voir également la monographie de Grimm et Railsback [30]. Dans certains cas ces modèles peuvent également se décrire de façon mathématique à l'aide de processus de Markov. L'intérêt de cette approche est de permettre l'analyse de ces IBM. On peut notamment démontrer, comme nous le verrons dans cette thèse, la convergence d'un IBM vers un modèle de type intégro-différentiel. Cette dernière approche a été développée dans une série de travaux : dans le cas d'un modèle simple de position par Fournier et Méléard [24], d'évolution de populations structurées en trait par Champagnat [10] puis étendu à la prise en compte de l'âge des individus par Tran [64, 65].

Les IBM sont souvent des modèles spatialisés : en modélisation bactérienne on trouve ainsi des IBM modélisant la croissance de biofilms [43]. Plus récemment Champagnat *et al.* [12] ont proposé un modèle de chemostat avec ressources multiples où la population bactérienne présente un caractère génétique susceptible d'évoluer.

Dans le cadre de modèle de croissance-fragmentation, Hatzis *et al.* [33] proposent un IBM, sans prise en compte du substrat, et font le parallèle entre ce modèle et un modèle intégro-différentiel.

Il existe également des modèles informatiques comme celui de Lee *et al.* [44] qui proposent un modèle individu-centré de culture "batch" (c'est-à-dire un chemostat sans entrée, ni sortie) avec une population structurée en masse. Dans ce dernier modèle, comme dans celui proposé par Champagnat *et al.* [12], la dynamique du substrat est décrite à

l'aide d'équations différentielles déterministes. En effet, la différence d'échelle entre une cellule bactérienne et une molécule de substrat permet de prendre une équation en limite fluide pour le substrat et de conserver une description discrète pour les bactéries.

La théorie des dynamiques adaptatives

La théorie des dynamiques adaptatives est une branche relativement récente de la théorie de l'évolution. Elle a été établie par exemple dans les travaux de Hofbauer et Sigmund [35], Metz *et al.* [48, 47] et regroupe un ensemble de techniques permettant d'étudier l'évolution phénotypique d'une population. L'idée est la suivante : on considère une population structurée en trait (représentant une caractéristique de la population), initialement monomorphique (c'est-à-dire que tous les individus possèdent le même trait) et nous étudions la dynamique d'une population mutante dans cette population monomorphique. Pour cela, on définit la *fitness d'invasion* (ou simplement fitness) de la population mutante, c'est-à-dire la valeur sélective caractérisant la possibilité d'invasion de la population mutante. En dynamique adaptative, deux principales hypothèses sont généralement posées :

- les mutations sont rares : cela permet de supposer que la population monomorphique est dans un voisinage de son état d'équilibre lors de l'occurrence d'une mutation ;
- la taille de la population monomorphique est grande : l'effet de la population mutante sur l'équilibre de la population monomorphique initiale sera alors négligeable tant que le nombre d'individus mutants sera faible.

Ces dernières années, les modèles d'évolution ont engendré de nombreux travaux que ce soit à l'aide d'équations intégral-différentielles par Diekmann *et al.* [18], Mirrahimi *et al.* [51, 50] ou de modèles individu-centrés par Champagnat *et al.* [12], Tran [64] (¹).

Des modèles de dynamiques adaptatives du chemostat ont été proposés pour des populations structurées en trait dans un contexte déterministe par Doebeli [19] et Mirrahimi *et al.* [51] et dans un contexte probabiliste par Champagnat *et al.* [12]. Nous nous intéresserons, dans cette thèse, à des modèles de dynamiques adaptatives de chemostat où les populations seront structurées en trait et en masse.

1.1 Les modèles de chemostat

Au **Chapitre 2**, nous présentons quatre différents modèles de chemostat. Pour chacun de ces modèles, nous nous plaçons sous des hypothèses de mélange parfait, ce qui permet de négliger l'aspect spatial du chemostat.

1. Une liste de références sur le développement et les applications de la théorie des dynamiques adaptatives est tenue par Eva Kisdi à l'adresse suivante : <http://mathstat.helsinki.fi/~kisdi/addyn.htm>.

Tout d'abord, nous présentons le modèle le plus simple, donné par un système d'équations différentielles ordinaires décrivant les évolutions des concentrations en biomasse et en substrat [61].

Nous présentons ensuite un modèle intégral-différentiel, dans lequel la population bactérienne est représentée par sa densité en masse. Ce modèle fait intervenir les mécanismes de croissance et de division bactériennes et permet une description plus fine des mécanismes agissant sur les bactéries. Ce modèle fût introduit en 1967 par Fredrickson *et al.* [25] et Ramkrishna [56].

Les deux autres modèles présentés dans ce chapitre sont les modèles microscopiques et aléatoires des deux premiers modèles. Nous présentons un modèle hybride dans lequel la population bactérienne est représentée par un processus de naissance et mort, alors que la concentration en substrat suit une équation différentielle ordinaire.

Enfin nous présentons un nouveau modèle de chemostat : un modèle individu-centré structuré en masse. Ce modèle est un modèle hybride dans lequel la population bactérienne est représentée de manière discrète alors que la concentration en substrat est décrite de manière continue. Nous considérons quatre mécanismes agissant sur le système bactérie/substrat :

- Tout d'abord nous supposons qu'une bactérie de masse $x \in [0, M]$ se divise, au taux $b(S, x)$, où S est la concentration en substrat, en deux bactéries αx et $(1 - \alpha)x$. La proportion de division α est donnée par un noyau de division $Q(d\alpha)$, nous permettant de considérer le cas de la mitose parfaite (les deux bactéries filles issues de la division ont des masses identiques) ainsi que des cas de division asymétrique.
- Les individus sont soutirés du chemostat, au taux D , où D est le taux de dilution du chemostat.
- Un individu de masse x consomme le substrat S présent dans le chemostat pour croître en masse à une vitesse $g(S, x)$.
- Enfin la concentration en substrat $(S_t)_{t \geq 0}$ suit la dynamique suivante, comprenant l'entrée/sortie du substrat dans le chemostat (apport en substrat en concentration s_{in} et soutirage) ainsi que la consommation du substrat par les bactéries :

$$\frac{d}{dt}S_t = D(s_{\text{in}} - S_t) - \frac{k}{V} \sum_{i=1}^{N_t} g(S_t, X_t^i)$$

où V est le volume du chemostat, k un coefficient stoechiométrique et N_t le nombre d'individus au temps t .

Les deux premiers mécanismes (division et soutirage) sont discrets et aléatoires alors que les deux derniers mécanismes (croissance bactérienne et dynamique du substrat) sont continus et déterministes. La population bactérienne sera décrite à l'aide de la mesure

aléatoire :

$$\nu_t(dx) = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}(dx)$$

où X_t^i , $i = 1, \dots, N_t$, représente le i -ième individu de la population. L'évolution de l'état (S_t, ν_t) du système peut alors être décrite à l'aide de mesures aléatoires de Poisson, \mathcal{N}_1 et \mathcal{N}_2 , décrivant les mécanismes discrets de division et de soutirage de la population. Les intensités de ces mesures aléatoires de Poisson intègrent les mécanismes du modèle décrit précédemment et seront précisées au Chapitre 2. Le processus $(S_t, \nu_t)_{t \geq 0}$ s'écrira alors de la façon suivante :

$$\begin{aligned} (S_t, \nu_t) &= A_t(S_0, \nu_0) \\ &+ \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} [A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_{\alpha X_{u^-}^j} + \delta_{(1-\alpha) X_{u^-}^j}) \\ &\quad - A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-})] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &+ \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} [A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j}) - A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-})] \mathcal{N}_2(du, dj) \end{aligned}$$

où A_t décrit les évolutions continues déterministes (croissance bactérienne et dynamique du substrat) entre les instants de sauts de la population.

Nous obtenons ainsi un processus markovien, dont l'expression du générateur infinitésimal, sur une classe particulière de fonctions, est la suivante :

$$\begin{aligned} \mathcal{L}\Phi(s, \nu) &\stackrel{\text{déf}}{=} (D(\mathbf{s}_{\text{in}} - s) - \frac{k}{V} \langle \nu, g(s, \cdot) \rangle) \partial_s F(s, \langle \nu, f \rangle) + \langle \nu, g(s, \cdot) f' \rangle \partial_x F(s, \langle \nu, f \rangle) \\ &+ \int_0^M b(s, x) \int_0^1 [\Phi(s, \nu - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}) - \Phi(s, \nu)] Q(d\alpha) \nu(dx) \\ &+ D \int_0^M [\Phi(s, \nu - \delta_x) - \Phi(s, \nu)] \nu(dx) \end{aligned}$$

pour

$$\Phi(s, \nu) \stackrel{\text{déf}}{=} F(s, \langle \nu, f \rangle).$$

À notre connaissance, il s'agit du premier modèle individu-centré simple, structuré en masse, de chemostat. Notons que ce modèle peut aussi se comprendre comme un processus markovien déterministe par morceaux. Les résultats présentés ici sont également valables en culture *batch*, c'est-à-dire pour $D = 0$.

1.2 Convergence du processus microscopique et simulation

Au **Chapitre 3**, nous considérons le processus $(S_t^n, \nu_t^n)_{t \geq 0}$ décrit précédemment avec un volume $V^n = nV$ et une population initiale de taille n . Nous décrivons, sous une certaine renormalisation, le processus renormalisé $(S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0}$ associé au processus précédent et nous démontrons, sous certaines hypothèses, la convergence en loi du processus $(S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0}$ vers la solution $(S_t, r_t)_{t \geq 0}$ du système intégro-différentiel :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} S_t &= D (s_{\text{in}} - S_t) - \frac{k}{V} \int_0^M g(S_t, x) r_t(x) dx, \\ \frac{\partial}{\partial t} r_t(x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(S_t, x) r_t(x)) + (b(S_t, x) + D) r_t(x) \\ &= 2 \int_{x/M}^1 \frac{1}{\alpha} b\left(S_t, \frac{x}{\alpha}\right) r_t\left(\frac{x}{\alpha}\right) Q(d\alpha). \end{aligned}$$

où la seconde équation est à prendre au sens faible.

Cette convergence consiste à faire tendre le nombre d'individus ainsi que le volume du chemostat vers l'infini. Pour démontrer ce résultat, nous nous inspirons des méthodes utilisées pour des modèles spatialisés [24], structurés en trait [11] ou structurés en trait et en âge [65] et nous étendons ces méthodes à notre modèle : un modèle individu-centré structuré en masse couplé à une équation différentielle pour la dynamique du substrat. *Ces travaux ont donné lieu à une première publication [8].*

La convergence du modèle individu-centré vers le modèle intégro-différentiel sera illustrée par des simulations numériques au **Chapitre 5**, dans lequel nous comparons également ces deux modèles structurés en masse aux deux modèles non structurés présentés au Chapitre 2. *Ces travaux ont donné lieu à une seconde publication [26].* Dans ce chapitre nous faisons également l'étude numérique du modèle de chemostat avec mutations.

1.3 Dynamiques adaptatives

Au **Chapitre 4**, nous étudions des modèles de dynamiques adaptatives du chemostat. Nous présentons une démarche probabiliste puis une démarche déterministe et faisons le lien entre ces deux démarches.

Dans les modèles présentés dans ce chapitre, nous supposons que la population initiale est monomorphique, c'est-à-dire que tous les individus possèdent le même trait. Nous appelons cette population la *population résidente*. Lors de l'occurrence d'une mutation, un nouveau trait apparaît, les individus possédant ce trait constituent la *population mutante*. Nous nous plaçons sous les hypothèses de mutations rares et de grande population. Ainsi, nous supposons que la population résidente atteint un voisinage de son équilibre avant

l'occurrence d'une mutation. La population mutante évolue donc, au voisinage de son temps d'apparition et aussi longtemps qu'elle reste en faible effectif, dans un milieu supposé constant, l'effet de la population mutante sur l'équilibre de la population résidente étant négligeable tant que le nombre d'individus mutants est faible. Les modèles proposés se réduisent alors à des modèles de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant.

Nous décrivons tout d'abord le modèle individu-centré présenté au Chapitre 2 pour lequel nous ajoutons un phénomène de mutation lors de la division bactérienne. La population sera alors structurée en trait et en masse. La fitness sera définie, pour ce modèle, comme étant la probabilité de survie de la population mutante. Nous étudions la probabilité d'extinction d'une population mutante en fonction de la masse du mutant. Dans le cas structuré en âge, étudié par Tran [64], l'âge d'un mutant est toujours 0, la probabilité d'extinction de la population mutante ne dépend donc pas de l'âge du mutant initial. Dans le cas structuré en masse étudié dans cette thèse, la masse d'un mutant est variable, la probabilité $p(x_0)$ d'extinction d'une population mutante dépend donc de la masse x_0 du mutant initial et est solution fonctionnelle de :

$$p(x_0) = \int_0^\infty D e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt \\ + \int_0^\infty b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) p(\alpha A_t(x_0)) p((1-\alpha) A_t(x_0)) d\alpha dt$$

où A_t représente le flot de croissance de la population mutante dans l'équilibre de la population résidente.

Nous décrivons ensuite le modèle intégro-différentiel associé au modèle individu-centré avec mutations. Pour ce modèle, la fitness sera définie comme étant le taux de croissance de la population. L'étude de la possibilité d'invasion se fait alors par l'étude d'un problème aux valeurs propres et est caractérisée par le signe de la valeur propre dominante Λ .

Nous faisons ensuite le lien entre ces deux démarches et démontrons qu'elles mènent au même critère de possibilité d'invasion d'une population mutante dans une population résidente :

- (i) si $\Lambda > 0$ alors $p(x) < 1$, pour tout x ;
- (ii) si $\Lambda < 0$ alors $p(x) = 1$, pour tout x .

À la Section 5.2, nous déterminerons numériquement, sur un exemple particulier, un état stationnaire pour le modèle intégro-différentiel, correspondant à un trait résident ne permettant à aucune population mutante d'envahir le chemostat. Le résultat précédent nous permet alors d'en déduire que ce trait ne permet aucune invasion de population mutante également pour le modèle individu-centré. L'étude de la probabilité d'extinction du modèle individu-centré aurait été plus complexe à calculer que la valeur propre Λ , notamment lorsque la probabilité d'extinction est différente de 1, mais très proche de 1.

Enfin, nous donnons, sous des hypothèses convenables, un résultat de monotonie de la probabilité d’extinction de la population mutante en fonction de la concentration en substrat à l’équilibre de la population résidente :

$$p^{S^1}(x) \geq p^{S^2}(x), \quad \forall 0 < S^1 \leq S^2$$

où $p^S(x)$ représente la probabilité d’extinction, dans le milieu S (concentration en substrat à l’équilibre de la population résidente), de la population mutante partant d’un individu initial de masse x .

Ce travail a été fait notamment en collaboration avec Nicolas Champagnat (Inria, Nancy). Les résultats numériques présentés à la Section 5.2 font partie d’une collaboration initialisée avec Otso Ovaskainen (“Metapopulation Research Group”, Université d’Helsinki).

1.4 Perspectives

Le principal apport de cette thèse est la construction d’un modèle individu-centré structuré en masse couplé à une dynamique de substrat décrite de façon continue, ainsi que son analyse et son implémentation numérique. De tels modèles hybrides rencontrent un succès grandissant dans divers domaines y compris applicatifs. Les modèles présentés ici ainsi que les algorithmes de simulation associés s’étendent sans difficulté à des cas à plusieurs espèces bactériennes et à plusieurs types de substrat. En particulier sur le plan informatique, nous avons adopté un formalisme orienté objet afin de réaliser des codes de simulation que l’on peut facilement étendre à plusieurs espèces et substrats. L’hybridation peut également porter sur les populations bactériennes, on peut en effet considérer une population en grande taille modélisée à l’aide d’un modèle intégro-différentiel, couplée à une population en petite taille modélisée de façon individu-centrée. Les outils d’analyse ainsi que les outils de simulation numérique présentés dans cette thèse s’étendent facilement à ce cas.

Nous avons démontré un résultat de convergence, en grande population, du modèle microscopique décrit au Chapitre 2. Il serait intéressant d’établir un théorème central limite associé à cette convergence afin d’obtenir des vitesses de convergence du processus microscopique vers la solution du système intégro-différentiel.

D’autre part, il serait intéressant d’étudier les déviations exponentielles associées à cette convergence. En effet, la probabilité d’invasion obtenue au Chapitre 4 nous permettrait alors de faire le lien entre le modèle microscopique avec mutations et le processus de *Trait Substitution Sequence* structuré par masse.

Chapitre 2

Les modèles de chemostat

Dans ce chapitre, nous présentons quatre modèles différents de chemostat. Nous introduisons tout d'abord le modèle classique, défini par un couple d'équations différentielles, puis le modèle de bilan de population proposé par Fredrickson *et al.* [25] et un processus de naissance et mort. Enfin nous proposons un nouveau modèle : un modèle hybride dans lequel la population bactérienne est représentée de manière individu-centrée et structurée en masse alors que la concentration en substrat est décrite par une équation différentielle. Nous donnons une description explicite du processus markovien décrivant l'évolution du substrat et de la population bactérienne de ce modèle individu-centré et nous déterminons son générateur infinitésimal.

2.1 Le modèle différentiel classique

Le modèle classique du chemostat est donné par le couple d'équations différentielles suivant [61] :

$$\frac{d}{dt}S_t = D(s_{\text{in}} - S_t) - k\mu(S_t)Y_t \quad (2.1)$$

$$\frac{d}{dt}Y_t = (\mu(S_t) - D)Y_t, \quad (2.2)$$

où :

- S_t et Y_t sont respectivement la *concentration en substrat* et la *concentration bactérienne* (mg/l) qui sont supposées uniformes dans le chemostat ;
- D est le taux de dilution (1/h) ;
- s_{in} la concentration en substrat en entrée (mg/l) ;
- k est un coefficient stoechiométrique correspondant à l'inverse du coefficient de ren-

dement.

Le taux de croissance spécifique μ peut, par exemple, suivre une cinétique de Monod :

$$\mu(s) = \mu_{\max} \frac{s}{K_s + s} \quad (2.3)$$

où μ_{\max} est le taux maximal de croissance et K_s la constante de demi-saturation.

Ce modèle présente la loi de conservation suivante :

$$\frac{d}{dt} (S_t + k Y_t) = D (\mathbf{s}_{\text{in}} - (S_t + k Y_t)),$$

ainsi :

$$S_t + k Y_t = (S_0 + k Y_0 - \mathbf{s}_{\text{in}}) e^{-D t} + \mathbf{s}_{\text{in}}.$$

2.2 Le modèle intégro-différentiel

Au lieu de représenter la dynamique de la population bactérienne dans le chemostat à travers la variable d'état global Y_t , on peut représenter l'état de la population structurée en masse c'est-à-dire considérer la densité de population $r_t(x)$, en masse, dans un volume de référence V . Alors :

$$\int_{m_0}^{m_1} r_t(x) dx$$

représente le nombre d'individus ayant une masse comprise entre m_0 et m_1 et le lien avec la concentration bactérienne est :

$$Y_t \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{1}{V} \int_0^M x r_t(x) dx$$

où $0 < M \leq \infty$ est la masse maximale d'une bactérie. Nous nous restreignons ici au cas $M < \infty$, c'est-à-dire que nous supposons qu'une bactérie ne peut pas atteindre une masse indéfiniment grande, bien que les résultats s'étendent au cas $M = \infty$. Les équations d'évolution pour le couple $(S_t, r_t(x))$ ont été établies par Fredrickson *et al.* [25] pour des modèles de croissance-fragmentation, voir également Ramkrishna [56] :

$$\frac{d}{dt} S_t = D (\mathbf{s}_{\text{in}} - S_t) - \frac{k}{V} \int_0^M g(S_t, x) r_t(x) dx, \quad (2.4)$$

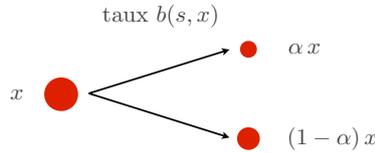
$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} r_t(x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(S_t, x) r_t(x)) + (b(S_t, x) + D) r_t(x) \\ = 2 \int_{x/M}^1 \frac{1}{\alpha} b(S_t, \frac{x}{\alpha}) r_t(\frac{x}{\alpha}) Q(d\alpha) \end{aligned} \quad (2.5)$$

pour $0 < x < M$. Ici, comme pour le modèle précédent, la concentration en substrat S_t (mg/l) est supposée uniforme dans le chemostat. Ce modèle est constitué de l'équation de bilan de population (*population balance equation* en anglais) couplée à l'équation de bilan de masse du substrat.

Dans (2.4)-(2.5), $g(s, x)$ et $b(s, x)$ représentent respectivement la vitesse de croissance et le taux de division d'une bactérie de masse x dans un milieu dont la concentration en substrat est s . En cas de division, la proportion de masse des bactéries filles est donnée par le noyau de probabilité $Q(d\alpha)$ définie sur $[0, 1]$.

Détaillons maintenant ces fonctions :

- (i) **Division bactérienne** – Un individu de masse x se divise, au taux $b(s, x)$ en deux individus de masses αx et $(1 - \alpha)x$:



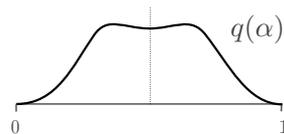
où α est distribuée selon une loi de probabilité de noyau $Q(d\alpha)$ sur $[0, 1]$ et s est la concentration en substrat. Nous supposons le noyau de division $Q(d\alpha)$ symétrique par rapport à $\frac{1}{2}$, c'est-à-dire :

$$Q(d\alpha) = Q(1 - d\alpha).$$

En cas de mitose parfaite, une cellule de masse x se divise en deux cellules de masses $\frac{x}{2}$, de sorte que $Q(d\alpha) = \delta_{1/2}(d\alpha)$, l'Équation (2.5) devient donc :

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} r_t(x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(S_t, x) r_t(x)) + (b(S_t, x) + D) r_t(x) \\ = 4 b(S_t, 2x) r_t(2x) 1_{\{2x \leq M\}}. \end{aligned} \quad (2.6)$$

Dans les cas à densité $Q(d\alpha) = q(\alpha) d\alpha$, ce qui n'est pas le cas de la mitose parfaite, nous supposons que $q(0) = q(1) = 0$:



Les cellules filles, issues de la division d'une cellule de masse x , ont une masse distribuée suivant le noyau de densité $\frac{1}{y} q(\frac{y}{x})$, défini sur $[0, x]$. L'Équation (2.5) devient

alors :

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} r_t(x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(S_t, x) r_t(x)) + (b(S_t, x) + D) r_t(x) \\ = 2 \int_x^M \frac{b(S_t, z)}{z} q\left(\frac{x}{z}\right) r_t(z) dz. \end{aligned} \quad (2.7)$$

Relativement à leur masse, le noyau de division est donc le même pour tous les individus. Ceci nous permet de réduire le modèle à un unique noyau de division, mais des noyaux plus complexes peuvent aussi être considérés.

(ii) **Croissance** – La fonction de croissance $g : \mathbb{R}_+ \times [0, M] \mapsto \mathbb{R}_+$ décrit l'évolution de la masse d'un individu dans le chemostat, c'est-à-dire que dans le modèle (2.4)-(2.5), la masse d'une bactérie partant de la masse m_0 à un temps donné t_0 évolue selon :

$$\frac{d}{dt} x_t = g(S_t, x_t), \quad t \geq t_0, \quad x_{t_0} = m_0$$

jusqu'au temps de division ou de soutirage. Afin d'assurer que la masse d'une bactérie reste entre 0 et M , on suppose que :

$$g(s, 0) = g(s, M) = 0, \quad \forall s \geq 0.$$

En intégrant l'Équation (2.5) contre $\frac{1}{V} x dx$, on obtient l'équation d'évolution de la concentration en biomasse :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} Y_t + \frac{1}{V} \int_0^M x \frac{\partial}{\partial x} (g(S_t, x) r_t(x)) dx + \frac{1}{V} \int_0^M x b(S_t, x) r_t(x) dx + D Y_t \\ = \frac{2}{V} \int_0^M x \int_{x/M}^1 \frac{1}{\alpha} b\left(S_t, \frac{x}{\alpha}\right) r_t\left(\frac{x}{\alpha}\right) Q(d\alpha) dx, \end{aligned}$$

en utilisant le théorème de Fubini et en faisant un changement de variable, on obtient :

$$\int_0^M x \int_{x/M}^1 \frac{1}{\alpha} b\left(S_t, \frac{x}{\alpha}\right) r_t\left(\frac{x}{\alpha}\right) Q(d\alpha) dx = \int_0^M \int_0^1 z b(S_t, z) \alpha Q(d\alpha) r_t(z) dz,$$

de plus, par symétrie de Q par rapport à $\frac{1}{2}$:

$$\int_0^1 \alpha Q(d\alpha) = \int_0^1 (1 - \alpha) Q(d\alpha) = 1 - \int_0^1 \alpha Q(d\alpha),$$

ainsi

$$\int_0^1 \alpha Q(d\alpha) = \frac{1}{2}$$

d'où

$$2 \int_0^M x \int_{x/M}^1 \frac{1}{\alpha} b(S_t, \frac{z}{\alpha}) r_t(\frac{z}{\alpha}) Q(d\alpha) dx = \int_0^M z b(S_t, z) r_t(z) dz.$$

Comme de plus $g(S_t, 0) = g(S_t, M) = 0$, par intégration par partie :

$$\int_0^M x \frac{\partial}{\partial x} (g(S_t, x) r_t(x)) dx = - \int_0^M g(S_t, x) r_t(x) dx.$$

Donc, finalement :

$$\frac{d}{dt} Y_t = \frac{1}{V} \int_0^M g(S_t, x) r_t(x) dx - D Y_t.$$

On peut alors aisément faire le lien entre le modèle (2.4)-(2.5) et le modèle classique du chemostat (2.1)-(2.2). Tout d'abord, le modèle intégro-différentiel présente la même loi de conservation que le modèle classique :

$$\frac{d}{dt} (S_t + k Y_t) = D (s_{\text{in}} - (S_t + k Y_t)).$$

De plus, supposons que :

$$\frac{1}{V} \int_0^M g(S_t, x) r_t(x) dx = \mu(S_t) Y_t$$

ce qui est le cas quand la fonction de croissance $x \mapsto g(s, x)$ est proportionnelle à x (ce qui ne vérifie pas les hypothèses faites sur g), i.e. $g(s, x) = \mu(s) x$. Alors les concentrations en biomasse et en substrat $(S_t, Y_t)_{t \geq 0}$ sont la solution du système fermé d'équations différentielles (2.1)-(2.2).

2.3 Le processus de naissance et mort

Nous considérons un modèle hybride où la concentration en substrat S_t suit la même dynamique continue que (2.1) :

$$\frac{d}{dt} S_t = D (s_{\text{in}} - S_t) - k \mu(S_t) \frac{m}{V} \mathcal{Y}_t \quad (2.8)$$

mais où m est la masse moyenne d'un individu et \mathcal{Y}_t est le nombre d'individus dans le chemostat. La dynamique de \mathcal{Y}_t est discrète et stochastique, à savoir un processus stochastique de naissance et mort, où au temps t et conditionnellement à $\mathcal{Y}_t = n$, le

processus saute de n à $n + 1$ au taux $\mu(S_t)$ et saute de n à $n - 1$ au taux D , c'est-à-dire :

$$\mathcal{Y}_{t+h} = n + \begin{cases} 1 & \text{avec probabilité } \mu(S_t) n h + o(h), \\ -1 & \text{avec probabilité } D n h + o(h), \\ 0 & \text{avec probabilité } 1 - \mu(S_t) n h - D n h + o(h), \\ i & \text{avec probabilité } o(h) \text{ for all } i \neq 0, 1, -1, i \geq -n \end{cases} \quad (2.9)$$

pour $h > 0$ infinitésimalement petit.

La simulation du système (2.8)-(2.9) se fait à l'aide d'une adaptation de l'algorithme de simulation stochastique classique, développé par Colin S. Gillespie [28]. C'est un algorithme de simulation exact, dans lequel la seule approximation provient du schéma de résolution numérique de l'EDO (2.8). Il est "exact" dans la mesure où il simule une réalisation de la loi exacte du processus (S_t, \mathcal{Y}_t) donné par (2.8)-(2.9). Pour appliquer cet algorithme, nous supposons qu'il existe $\bar{\mu} < \infty$ tel que :

$$\mu(s) \leq \bar{\mu}, \quad \forall s \geq 0.$$

Alors l'algorithme de simulation du processus de naissance et mort défini précédemment est donné par l'Algorithme 2.1.

```

tirer  $(S_0, \mathcal{Y}_0)$ 
 $\mathcal{Y} \leftarrow \mathcal{Y}_0$ 
 $t \leftarrow 0$ 
tant que  $t \leq t_{\max}$  faire
   $\tau \leftarrow (\bar{\mu} + D) \mathcal{Y}$ 
   $\Delta t \sim \text{Exp}(\tau)$ 
  intégrer l'équation du substrat (2.8) sur  $[t, t + \Delta t]$ 
   $t \leftarrow t + \Delta t$ 
   $u \sim U[0, 1]$ 
  si  $u \leq \mu(S_t)/(\bar{\mu} + D)$  alors
     $\mathcal{Y} \leftarrow \mathcal{Y} + 1$  % division
  sinon si  $u \leq (\mu(S_t) + D)/(\bar{\mu} + D)$  alors
     $\mathcal{Y} \leftarrow \mathcal{Y} - 1$  % soutirage
  fin si
fin tant que

```

ALG. 2.1: Algorithme de Gillespie du processus de naissance et mort (2.8)-(2.9).

De la représentation (2.9), on déduit que l'espérance du nombre de bactéries dans le

chemostat suit l'équation d'évolution suivante :

$$\frac{d}{dt}\mathbb{E}(\mathcal{Y}_t) = \mathbb{E}((\mu(S_t) - D) \mathcal{Y}_t).$$

Ainsi, en prenant l'espérance des deux concentrations, on retrouve la loi de conservation obtenue pour les deux modèles déterministes présentés précédemment, à savoir :

$$\frac{d}{dt}\mathbb{E}\left(S_t + \frac{k}{V} m \mathcal{Y}_t\right) = D \left((s_{\text{in}} - \mathbb{E}\left(S_t + \frac{k}{V} m \mathcal{Y}_t\right)) \right).$$

2.4 Le modèle individu-centré

2.4.1 Description de la dynamique

On considère un *modèle de chemostat individu-centré et structuré en masse* où la population bactérienne est représentée sous forme d'individus se développant dans un milieu parfaitement mélangé de volume V (l). Chaque individu est uniquement caractérisé par sa masse :

$$x \in [0, M].$$

Ce modèle ne tient pas compte de la spatialisation. À l'instant t le système est caractérisé par le couple :

$$(S_t, \nu_t) \tag{2.10}$$

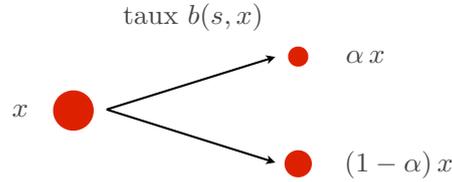
où

- S_t est la *concentration en substrat* (mg/l) supposée uniforme dans le volume ;
- ν_t représente la *population bactérienne*. Nous noterons N_t le nombre d'individus de la population et la masse de l'individu i sera notée X_t^i (mg) pour $i = 1, \dots, N_t$. Il sera commode de représenter cette population $(X_t^i)_{i=1, \dots, N_t}$ à l'instant t sous la forme de la mesure ponctuelle suivante :

$$\nu_t(dx) = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}(dx). \tag{2.11}$$

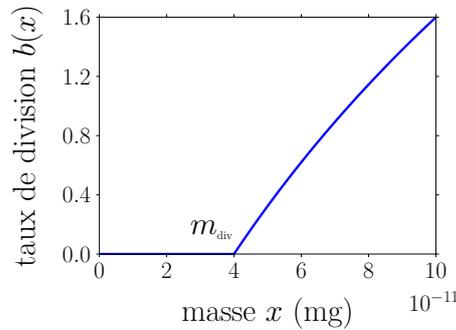
La dynamique du chemostat combine des *évolutions discrètes*, la division cellulaire et le soutirage des bactéries, ainsi que des *évolutions continues*, la croissance de chaque individu et la dynamique du substrat. Nous décrivons maintenant les 4 composantes de la dynamique, d'abord les évolutions discrètes et ensuite les évolutions continues entre les événements discrets.

- (i) **Division cellulaire** – Chaque individu de masse x se divise au taux $b(s, x)$ en deux individus de masses αx et $(1 - \alpha)x$:



où la proportion α est distribuée selon une loi de probabilité $Q(d\alpha)$ sur $[0, 1]$, et s est la concentration en substrat.

La fonction $b(s, x)$ est par exemple indépendante de la concentration s en substrat et est de la forme suivante qui sera utilisée dans les simulations :

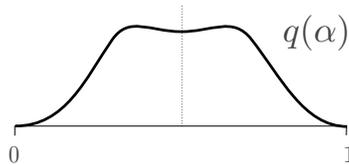


ainsi en dessous d'une certaine masse m_{div} on suppose que la cellule ne peut pas se diviser. Daoutidis et Henson [15], Henson [34] ont proposé des modèles où ce taux dépend également de la concentration s .

On suppose que la loi $Q(d\alpha)$ est symétrique par rapport à $\frac{1}{2}$, i.e. :

$$Q(d\alpha) = Q(1 - d\alpha).$$

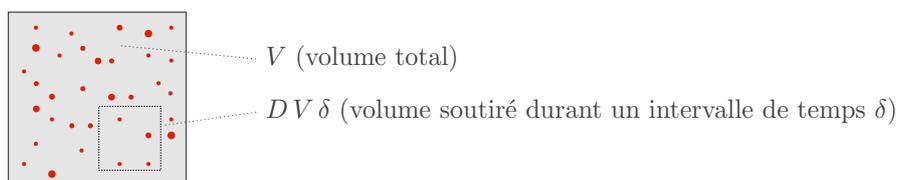
Elle peut admettre une densité $Q(d\alpha) = q(\alpha) d\alpha$ qui sera donc symétrique :



Ainsi le noyau de distribution des masses y des cellules filles issues de la division d'un individu de masse x est $K(x, dy) = Q(\frac{1}{x} dy)$, porté par $[0, x]$. Dans le cas de la mitose parfaite un individu de masse x se divise en deux individus de masse $\frac{x}{2}$ et donc $Q(d\alpha) = \delta_{1/2}(d\alpha)$.

On a donc supposé que le noyau de division est identique pour tous les individus relativement à leur masse. Cela permet de se ramener à un unique noyau de division. On peut imaginer des scénarios plus complexes.

- (ii) **Soutirage** – Chaque individu est soutiré du chemostat au taux D . On se place dans le cadre d’une hypothèse de *mélange parfait*, les individus sont donc uniformément répartis dans le volume V quelque soit leur masse. Au cours d’un pas de temps δ , un volume total $D V \delta$ est soutiré du chemostat :



et donc, si on suppose que tous les individus ont un même volume considéré comme négligeable, durant cet intervalle de temps δ , un individu a une probabilité $D \delta$ d’être soutiré du chemostat, D est donc le taux de soutirage.

Sous des hypothèses de mélange non-parfait, on pourrait imaginer des modèles plus complexes où le taux de soutirage dépendrait de la masse de l’individu. Dans ce cas, il ne coïnciderait plus avec le taux de dilution du chemostat. La majorité des résultats présentés dans cette thèse se généralisent sans difficulté à un taux de soutirage dépendant de la masse de l’individu, s’il est borné et suffisamment régulier.

Lors de la division d’un individu, la taille de la population passe instantanément de N_t à $N_t + 1$; lors du soutirage d’un individu cette taille passe instantanément de N_t à $N_t - 1$; entre chaque événement discret la taille N_t de la population est constante et le chemostat évolue selon les deux mécanismes suivants :

- (iii) **Croissance de la masse de chaque individu** – Chaque individu de masse x croît à la vitesse $g(S_t, x)$:

$$\frac{d}{dt} X_t^i = g(S_t, X_t^i), \quad i = 1, \dots, N_t \quad (2.12)$$

où $g : \mathbb{R}_+ \times [0, M] \mapsto \mathbb{R}_+$ est donnée. En pratique, on considérera le modèle de Gompertz :

$$g(s, x) \stackrel{\text{déf}}{=} r(s) \log\left(\frac{M}{x}\right) x$$

où le taux de croissance dépend de la concentration en substrat selon une loi de Monod :

$$r(s) = r_{\max} \frac{s}{k_r + s}.$$

(iv) **Dynamique de la concentration en substrat** – La concentration en substrat évolue selon l'équation différentielle :

$$\frac{d}{dt} S_t = \rho_s(S_t, \nu_t) \quad (2.13)$$

où

$$\begin{aligned} \rho_s(s, \nu) &\stackrel{\text{déf}}{=} D(\mathbf{s}_{\text{in}} - s) - k \mu(s, \nu), \\ \mu(s, \nu) &\stackrel{\text{déf}}{=} \frac{1}{V} \int_0^M g(s, x) \nu(dx) = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^N g(s, x^i) \end{aligned}$$

avec $\nu = \sum_{i=1}^N \delta_{x^i}$ et :

- D est le taux de dilution (1/h),
- \mathbf{s}_{in} la concentration en entrée (mg/l),
- k l'inverse du coefficient de rendement,
- V le volume représentatif (l).

L'Équation (2.13) s'obtient à l'aide d'un bilan des masses, S_0 peut éventuellement être aléatoire.

Hypothèses 2.4.1. Afin d'assurer l'existence et l'unicité des solutions des équations différentielles (2.12) et (2.13), on suppose que l'application $g(s, x)$ est de classe $C^{0,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$ et qu'elle est lipschitzienne en s uniformément en x , c'est-à-dire qu'il existe une constante $k_g > 0$ telle que :

$$|g(s_1, x) - g(s_2, x)| \leq k_g |s_1 - s_2| \quad (2.14)$$

pour tous $s_1, s_2 \geq 0$ et tout $x \in [0, M]$. On suppose de plus que :

$$0 < g(s, x) \leq \bar{g} \quad (2.15)$$

pour tous $s > 0$ et $x \in]0, M[$, et qu'en l'absence de substrat les bactéries ne croissent pas, c'est-à-dire :

$$g(0, x) = 0 \quad (2.16)$$

pour tout $x \in [0, M]$. Afin que la masse d'une bactérie soit comprise entre 0 et M , on suppose finalement que :

$$g(s, 0) = g(s, M) = 0 \quad (2.17)$$

pour tout $s \geq 0$.

2.4.2 Algorithme

```

t ← 0
tirer (S0, ν0 = ∑i=1N0 δXti)
tant que t ≤ tmax faire
  N ← ⟨νt, 1⟩
  τ ← (b̄ + D) N
  Δt ~ Exp(τ)
  intégrer les équations des masses (2.12) et du substrat (2.13) sur [t, t + Δt]
  t ← t + Δt
  choisir x uniformément dans {Xti; i = 1, ..., Nt}
  u ~ U[0, 1]
  si u ≤ b(St, x)/(b̄ + D) alors
    α ~ Q
    νt ← νt - δx + δαx + δ(1-α)x % division
  sinon si u ≤ (b(St, x) + D)/(b̄ + D) alors
    νt ← νt - δx % soutirage
  fin si
fin tant que

```

ALG. 2.2: Simulation de Monte Carlo "exacte" du modèle individu-centré : les seules approximations résident dans la résolution numérique des systèmes d'équations différentielles et dans les générateurs de nombres pseudo-aléatoires.

Dans le modèle décrit précédemment, le taux de division $b(s, x)$ dépend de la concentration en substrat s et de la masse x de chaque individu qui évoluent continûment selon le système d'équations différentielles couplées (2.12) et (2.13). Pour simuler les divisions, on utilise une technique de majoration : on suppose qu'il existe \bar{b} fini tel que pour tout $(s, x) \in \mathbb{R}_+ \times [0, M]$:

$$b(s, x) \leq \bar{b}. \quad (2.18)$$

À un instant t si la population est de taille N , une borne supérieure pour le taux d'évén-

ment, division et soutirage confondus, au niveau de la population est alors donnée par :

$$\tau \stackrel{\text{déf}}{=} (\bar{b} + D) N.$$

À l'instant $t + \Delta t$ avec $\Delta t \sim \text{Exp}(\tau)$, on déterminera par acceptation/rejet si un événement est survenu et de quel type il est. Pour cela on fait évoluer les masses des N individus et la concentration en substrat à l'aide du système différentiel couplé (2.12) et (2.13) sur l'intervalle $[t, t + \Delta t]$. Ensuite on tire un individu au hasard uniformément parmi la population $\nu_{(t+\Delta t)^-}$, la population à l'instant $t + \Delta t$ avant un éventuel événement. On note $x_{(t+\Delta t)^-}$ la masse de cet individu, alors :

(i) Avec probabilité

$$\frac{\bar{b}}{(\bar{b} + D)}$$

on détermine s'il y a eu division par acceptation/rejet :

- il y aura division, c'est-à-dire :

$$\nu_{t+\Delta t} = \nu_{(t+\Delta t)^-} - \delta_{x_{(t+\Delta t)^-}} + \delta_{\alpha x_{(t+\Delta t)^-}} + \delta_{(1-\alpha)x_{(t+\Delta t)^-}} \quad \text{avec } \alpha \sim Q \quad (2.19)$$

avec probabilité $b(S_t, x_{(t+\Delta t)^-})/\bar{b}$;

- et aucun événement avec probabilité $1 - b(S_t, x_{(t+\Delta t)^-})/\bar{b}$.

En conclusion l'événement (2.19) survient avec probabilité :

$$\frac{b(S_t, x_{(t+\Delta t)^-})}{\bar{b}} \frac{\bar{b}}{(\bar{b} + D)} = \frac{b(S_t, x_{(t+\Delta t)^-})}{(\bar{b} + D)}.$$

(ii) Avec probabilité :

$$\frac{D}{(\bar{b} + D)} = 1 - \frac{\bar{b}}{(\bar{b} + D)}$$

l'individu est soutiré, c'est-à-dire :

$$\nu_{t+\Delta t} = \nu_{(t+\Delta t)^-} - \delta_{x_{(t+\Delta t)^-}}. \quad (2.20)$$

En conclusion, on a les événements suivants :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{division (2.19) avec probabilité } \frac{b(S_t, x_{(t+\Delta t)^-})}{(\bar{b} + D)}, \\ \text{soutirage (2.20) avec probabilité } \frac{D}{(\bar{b} + D)} \end{array} \right.$$

et aucun événement (rejet) avec la probabilité restante. Les détails sont donnés dans l'Algorithme 2.2.

Sur le plan technique la numérotation des individus est la suivante : les individus sont numérotés de 1 à N à l'initialisation ; en cas de division la cellule fille αx reprend l'indice de la cellule mère et la cellule fille $(1 - \alpha)x$ prend l'indice $N + 1$; en cas de soutirage l'individu d'indice N reprend l'indice de la cellule soutirée.

2.4.3 Notations

Avant de proposer une description mathématique explicite du processus $(S_t, \nu_t)_{t \geq 0}$ nous introduisons quelques notations.

Mesures ponctuelles

La notation (2.11) désignant la population de bactéries semble quelque peu abstraite mais elle permettra de faire le lien entre le “discret” – mesures ponctuelles discrètes de comptage finies – et le “continu” – mesures continues de densité de population – dans le cadre d'études asymptotiques en grande population. En effet, pour toute mesure $\nu(dx)$ définie sur \mathbb{R}_+ et toute fonction $\varphi : \mathbb{R}_+ \mapsto \mathbb{R}$ on définit :

$$\langle \nu, \varphi \rangle \stackrel{\text{déf}}{=} \int_{\mathbb{R}_+} \varphi(x) \nu(dx).$$

Cette notation est valide dans le cas de mesures continues comme dans le cas de mesures ponctuelles comme $\nu_t(dx)$ définie par (2.11). Dans ce dernier cas on a $\langle \nu_t, \varphi \rangle = \sum_{i=1}^{N_t} \varphi(X_t^i)$.

Sur un plan plus pratique, cette notation permet de faire le lien avec des grandeurs macroscopiques, ainsi à l'instant t la *taille de la population* peut s'écrire :

$$N_t = \langle \nu_t, 1 \rangle$$

et la *biomasse totale* :

$$X_t \stackrel{\text{déf}}{=} \langle \nu_t, I \rangle = \sum_{i=1}^{N_t} X_t^i$$

avec $1(x) \equiv 1$ et $I(x) \equiv x$. Enfin :

$$x \in \nu_t = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}(dx)$$

désigne un individu parmi $\{X_t^1, \dots, X_t^{N_t}\}$.

On notera $\mathcal{M}_F([0, M])$ l'ensemble des mesures positives finies sur $[0, M]$ et $\mathcal{M}_P([0, M])$

le sous-ensemble des mesures ponctuelles finies sur $[0, M]$:

$$\mathcal{M}_P([0, M]) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \left\{ \sum_{i=1}^N \delta_{x^i} ; N \in \mathbb{N}, x^i \in [0, M] \right\}$$

où par convention $\sum_{i=1}^0 \delta_{x^i}$ est la mesure nulle. L'ensemble $\mathcal{M}_F([0, M])$ est muni de la topologie de la convergence étroite.

Flot de croissance

On désigne par :

$$\begin{aligned} A &: \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P([0, M]) \longrightarrow \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P([0, M]) \\ (t, s, \nu) &\longrightarrow A_t(s, \nu) \end{aligned}$$

le flot différentiel associé au système différentiel couplé (2.13)–(2.12) en dehors de tout événement de division ou soutirage, i.e. :

$$A_t(s, \nu) = \left(A_t^0(s, \nu), \sum_{i=1}^N \delta_{A_t^i(s, \nu)} \right) \quad (2.21)$$

avec :

$$\nu = \sum_{i=1}^N \delta_{x^i}$$

où $A_t^0(s, \nu)$ et $(A_t^i(s, \nu); i = 1, \dots, N)$ sont la solution couplée de (2.13)–(2.12) prise à l'instant t et issue de la condition initiale (s, ν) , c'est-à-dire :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} A_t^0(s, \nu) &= \rho_s \left(A_t^0(s, \nu), \sum_{i=1}^N \delta_{A_t^i(s, \nu)} \right) \\ &= D(\mathbf{s}_{\text{in}} - A_t^0(s, \nu)) - \frac{k}{V} \sum_{i=1}^N g(A_t^0(s, \nu), A_t^i(s, \nu)), \\ \frac{d}{dt} A_t^i(s, \nu) &= g(A_t^0(s, \nu), A_t^i(s, \nu)), \quad i = 1, \dots, N \end{aligned}$$

pour $t \geq 0$ avec les conditions initiales :

$$\begin{aligned} A_0^0(s, \nu) &= s, \\ A_0^i(s, \nu) &= x^i, \quad i = 1, \dots, N. \end{aligned}$$

Ainsi le flot $A_t(s, \nu)$ dépend implicitement de la taille $N = \langle \nu, 1 \rangle$ de la population ν .

Le processus $(\nu_t)_{t \geq 0}$ présente une dynamique de sauts (division ou soutirage) portée

par le flot A_t entre les sauts. On peut donc généraliser une formule connue pour les processus de sauts purs :

$$\Phi(S_t, \nu_t) = \Phi(A_t(S_0, \nu_0)) + \sum_{u \leq t} \left[\Phi(A_{t-u}(S_u, \nu_u)) - \Phi(A_{t-u}(S_u, \nu_{u-})) \right], \quad t \geq 0 \quad (2.22)$$

pour toute fonction Φ définie sur $\mathbb{R} \times \mathcal{M}_P([0, M])$. La somme $\sum_{u \leq t}$ ne contient qu'un nombre fini de termes dans la mesure où le processus $(\nu_t)_{t \geq 0}$ n'admet qu'un nombre fini de sauts sur tout intervalle de temps fini. En effet, en nombre de sauts, le processus $(\nu_t)_{t \geq 0}$ est majoré par un processus de naissance et mort linéaire de taux de naissance *per capita* \bar{b} et de taux de mort *per capita* D , voir Allen [1].

Remarque 2.4.2. *L'Équation (2.22) doit être comprise de la manière suivante : sans événement discret, la population au temps t vaut $A_t(S_0, \nu_0)$; à chaque temps d'évènement u , on modifie la population en remplaçant sa prédiction au temps t avant l'évènement par sa prédiction au temps t après l'évènement, portée par le flot A_{t-u} . Plus précisément, on note u_1, \dots, u_n les instants de sauts de la population dans l'intervalle de temps $[0, t]$. Entre les instants de sauts, l'évolution de la population est uniquement portée par le flot A_t , donc pour tout $1 \leq i \leq n-1$:*

$$\Phi(A_{t-u_i}(S_{u_i}, \nu_{u_i})) = \Phi(A_{t-u_{i+1}}(S_{u_{i+1}}, \nu_{u_{i+1}-})),$$

on obtient alors :

$$\begin{aligned} \Phi(S_t, \nu_t) &= \Phi(S_t, \nu_t) + \sum_{i=1}^n \Phi(A_{t-u_i}(S_{u_i}, \nu_{u_i})) - \sum_{i=1}^n \Phi(A_{t-u_i}(S_{u_i}, \nu_{u_i})) \\ &= \Phi(S_t, \nu_t) - \Phi(A_{t-u_n}(S_{u_n}, \nu_{u_n})) + \sum_{i=1}^n \left[\Phi(A_{t-u_i}(S_{u_i}, \nu_{u_i})) - \Phi(A_{t-u_i}(S_{u_i}, \nu_{u_i-})) \right] \\ &\quad + \Phi(A_{t-u_1}(S_{u_1}, \nu_{u_1-})). \end{aligned}$$

De plus, par les mêmes arguments :

$$\Phi(A_{t-u_1}(S_{u_1}, \nu_{u_1-})) = \Phi(A_t(S_0, \nu_0))$$

et

$$\Phi(A_{t-u_n}(S_{u_n}, \nu_{u_n})) = \Phi(S_t, \nu_t),$$

on obtient ainsi l'Équation (2.22).

2.4.4 Processus microscopique

On désigne par (S_0, ν_0) la condition initiale du modèle, il s'agit d'une variable aléatoire à valeurs dans $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P([0, M])$.

L'Équation (2.22) comporte de l'information sur le flot, i.e. la dynamique entre les sauts, mais aucune information sur les sauts eux-mêmes. Afin d'obtenir une équation explicite de $(S_t, \nu_t)_{t \geq 0}$ nous allons introduire des mesures aléatoires de Poisson gérant l'apport de nouveaux individus par division cellulaire d'une part et la disparition d'individus par soutirage d'autre part. Pour cela nous considérons deux mesures ponctuelles de Poisson $\mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta)$ et $\mathcal{N}_2(du, dj)$ définies respectivement sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^* \times [0, 1] \times [0, 1]$ et $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^*$ de mesures d'intensité respectives :

$$\begin{aligned} n_1(du, dj, d\alpha, d\theta) &\stackrel{\text{déf}}{=} \bar{b} du \left(\sum_{\ell \geq 1} \delta_\ell(dj) \right) Q(d\alpha) d\theta, \\ n_2(du, dj) &\stackrel{\text{déf}}{=} D du \left(\sum_{\ell \geq 1} \delta_\ell(dj) \right). \end{aligned}$$

On suppose que $\mathcal{N}_1, \mathcal{N}_2, S_0$ et ν_0 sont indépendants. On note $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ la filtration canonique engendrée par $(S_0, \nu_0), \mathcal{N}_1$ et \mathcal{N}_2 .

On introduit les mesures de Poisson compensées associées aux mesures \mathcal{N}_1 et \mathcal{N}_2 :

$$\begin{aligned} \tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) &\stackrel{\text{déf}}{=} \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) - n_1(du, dj, d\alpha, d\theta), \\ \tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj) &\stackrel{\text{déf}}{=} \mathcal{N}_2(du, dj) - n_2(du, dj). \end{aligned}$$

Les mesures \mathcal{N}_1 et \mathcal{N}_2 , couplées à une méthode d'acceptation/rejet, caractérisent les sauts de la population. Cette méthode d'acceptation/rejet, similaire à celle décrite pour la simulation du mécanisme de division de l'Algorithme 2.2, porte à la fois sur le taux de division (majoré par \bar{b}) et sur l'indice de l'individu choisi. Ainsi, l'Équation (2.22) devient, pour toute fonction Φ définie sur $\mathbb{R} \times \mathcal{M}_P([0, M])$:

$$\begin{aligned} \Phi(S_t, \nu_t) &= \Phi(A_t(S_0, \nu_0)) \\ &+ \iiint_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} \left[\Phi(A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_{\alpha X_{u^-}^j} + \delta_{(1-\alpha) X_{u^-}^j})) \right. \\ &\quad \left. - \Phi(A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-})) \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &+ \iint_{[0, t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \left[\Phi(A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j})) - \Phi(A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-})) \right] \mathcal{N}_2(du, dj). \end{aligned} \quad (2.23)$$

En particulier on obtient l'équation suivante pour le couple (S_t, ν_t) :

$$\begin{aligned}
(S_t, \nu_t) &= A_t(S_0, \nu_0) \\
&+ \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} [A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_{\alpha X_{u^-}^j} + \delta_{(1-\alpha) X_{u^-}^j}) \\
&\quad - A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-})] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\
&+ \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} [A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j}) - A_{t-u}(S_u, \nu_{u^-})] \mathcal{N}_2(du, dj). \tag{2.24}
\end{aligned}$$

Dans toute la suite nous prendrons des fonctions test Φ de la forme :

$$\Phi(s, \nu) = F(s, \langle \nu, f \rangle)$$

avec $F \in C^{1,1}(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R})$ et $f \in C^1([0, M])$.

Nous commençons par donner quelques résultats préliminaires nécessaires pour obtenir l'expression du générateur infinitésimal, sur l'ensemble des fonctions test décrit précédemment, qui sera donnée au Théorème 2.4.8.

Proposition 2.4.3. *Nous supposons les Hypothèses 2.4.1 et 2.18 satisfaites. Pour tout $t > 0$:*

$$\begin{aligned}
F(S_t, \langle \nu_t, f \rangle) &= F(S_0, \langle \nu_0, f \rangle) \\
&+ \int_0^t [\rho_s(S_u, \nu_u) \partial_s F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle) + \langle \nu_u, g(S_u, \cdot) f' \rangle \partial_x F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)] du \\
&+ \int_0^t \int_0^M b(S_u, x) \int_0^1 [F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f \rangle) \\
&\quad - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)] Q(d\alpha) \nu_u(dx) du \\
&+ D \int_0^t \int_0^M [F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x, f \rangle) - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)] \nu_u(dx) du + Z_t^{F,f} \tag{2.25}
\end{aligned}$$

où $Z_t^{F,f} = M_t^{1,F,f} + M_t^{2,F,f}$ avec :

$$\begin{aligned}
M_t^{1,F,f} &\stackrel{\text{déf}}{=} \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} \\
&\quad \times [F(S_u, \langle \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_{\alpha X_{u^-}^j} + \delta_{(1-\alpha) X_{u^-}^j}, f \rangle) - F(S_u, \langle \nu_{u^-}, f \rangle)] \\
&\quad \times \tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, d\alpha, d\theta), \\
M_t^{2,F,f} &\stackrel{\text{déf}}{=} \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} [F(S_u, \langle \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j}, f \rangle) - F(S_u, \langle \nu_{u^-}, f \rangle)] \tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj).
\end{aligned}$$

Démonstration. D'après (2.23)

$$\begin{aligned}
\langle \nu_t, f \rangle &= \sum_{i=1}^{N_0} f(A_t^i(S_0, \nu_0)) \\
&+ \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} \\
&\quad \times \left[\sum_{i=1}^{N_{u^-}+1} f(A_{t-u}^i(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_{\alpha X_{u^-}^j} + \delta_{(1-\alpha) X_{u^-}^j})) \right. \\
&\quad \left. - \sum_{i=1}^{N_{u^-}} f(A_{t-u}^i(S_u, \nu_{u^-})) \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\
&+ \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \left[\sum_{i=1}^{N_{u^-}-1} f(A_{t-u}^i(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j})) - \sum_{i=1}^{N_{u^-}} f(A_{t-u}^i(S_u, \nu_{u^-})) \right] \mathcal{N}_2(du, dj).
\end{aligned}$$

D'après la formule de dérivation des fonctions composées, on a pour $\nu = \sum_{i=1}^N \delta_{x^i}$:

$$\begin{aligned}
f(A_{t-u}^i(s, \nu)) &= f(x^i) + \int_u^t g(A_{\tau-u}^0(s, \nu), A_{\tau-u}^i(s, \nu)) f'(A_{\tau-u}^i(s, \nu)) d\tau \\
&= f(x^i) + \int_u^t \varphi(A_{\tau-u}^0(s, \nu), A_{\tau-u}^i(s, \nu)) d\tau
\end{aligned}$$

pour $i \leq N$, avec :

$$\varphi(s, x) \stackrel{\text{déf}}{=} g(s, x) f'(x).$$

Donc :

$$\begin{aligned}
\langle \nu_t, f \rangle &= \langle \nu_0, f \rangle \\
&+ \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} \\
&\quad \times \left[f(\alpha X_{u^-}^j) + f((1-\alpha) X_{u^-}^j) - f(X_{u^-}^j) \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\
&- \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} f(X_{u^-}^j) \mathcal{N}_2(du, dj) + T_0 + T_1 + T_2
\end{aligned}$$

où :

$$T_0 \stackrel{\text{déf}}{=} \sum_{i=1}^{N_0} \int_0^t \varphi(A_\tau^0(S_0, \nu_0), A_\tau^i(S_0, \nu_0)) \, d\tau$$

$$T_1 \stackrel{\text{déf}}{=} \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} 1_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} \\ \times \int_u^t \left[\sum_{i=1}^{N_{u^-}+1} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_\alpha X_{u^-}^j + \delta_{(1-\alpha)} X_{u^-}^j), \right. \\ \left. A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_\alpha X_{u^-}^j + \delta_{(1-\alpha)} X_{u^-}^j)) \right. \\ \left. - \sum_{i=1}^{N_{u^-}} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-}), A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-})) \right] \, d\tau \, \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta)$$

$$T_2 \stackrel{\text{déf}}{=} \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} \int_u^t \left[\sum_{i=1}^{N_{u^-}-1} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j}), A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j})) \right. \\ \left. - \sum_{i=1}^{N_{u^-}} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-}), A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-})) \right] \, d\tau \, \mathcal{N}_2(du, dj).$$

Le théorème de Fubini appliqué à T_1 et T_2 donne :

$$T_1 = \int_0^t \iiint_{[0,\tau] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} \times 1_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} \\ \times \left[\sum_{i=1}^{N_{u^-}+1} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_\alpha X_{u^-}^j + \delta_{(1-\alpha)} X_{u^-}^j), \right. \\ \left. A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_\alpha X_{u^-}^j + \delta_{(1-\alpha)} X_{u^-}^j)) \right. \\ \left. - \sum_{i=1}^{N_{u^-}} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-}), A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-})) \right] \, \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \, d\tau$$

$$T_2 \stackrel{\text{déf}}{=} \int_0^t \iint_{[0,\tau] \times \mathbb{N}^*} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} \left[\sum_{i=1}^{N_{u^-}-1} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j}), A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j})) \right. \\ \left. - \sum_{i=1}^{N_{u^-}} \varphi(A_{\tau-u}^0(S_u, \nu_{u^-}), A_{\tau-u}^i(S_u, \nu_{u^-})) \right] \, \mathcal{N}_2(du, dj) \, d\tau$$

donc, d'après (2.23) :

$$T_0 + T_1 + T_2 = \int_0^t \langle \nu_\tau, \varphi(S_\tau, \cdot) \rangle \, d\tau.$$

Ainsi,

$$\begin{aligned} \langle \nu_t, f \rangle &= \langle \nu_0, f \rangle + \int_0^t \langle \nu_u, g(S_u, \cdot) f' \rangle du \\ &+ \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u-}^j) / \bar{b}\}} [f(\alpha X_{u-}^j) + f((1-\alpha) X_{u-}^j) - f(X_{u-}^j)] \\ &\quad \times \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &- \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u-}\}} f(X_{u-}^j) \mathcal{N}_2(du, dj). \end{aligned}$$

Comme f et f' sont continues et bornées (bornées car définies sur un compact), nous pouvons conclure cette preuve en utilisant la formule d'Itô pour les intégrales stochastiques par rapport à des mesures aléatoires de Poisson donnée par Rüdiger et Ziglio [59] afin de développer la différentielle de $F(S_t, \langle \nu_t, f \rangle)$ à l'aide de l'Équation (2.13) et de l'équation précédente. \square

Comme les intégrands dans les intégrales poissonniennes de (2.25) sont (\mathcal{F}_u) -prévisibles, on peut faire appel à un résultat d'Ikeda et Watanabe [40, p. 62] :

Proposition 2.4.4. *On a les propriétés de martingales suivantes :*

(i) *si pour tout $t \geq 0$:*

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\int_0^t \int_0^M b(S_u, x) \int_0^1 |F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f \rangle) \right. \\ \left. - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle) | Q(d\alpha) \nu_u(dx) du \right) < +\infty \end{aligned}$$

alors $(M_t^{1,F,f})_{t \geq 0}$ est une $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ -martingale. Si de plus, pour tout $t \geq 0$

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\int_0^t \int_0^M b(S_u, x) \int_0^1 |F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f \rangle) \right. \\ \left. - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle) |^2 Q(d\alpha) \nu_u(dx) du \right) < +\infty \end{aligned}$$

alors le processus $(M_t^{1,F,f})_{t \geq 0}$ est une $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ -martingale de carré intégrable et de variation quadratique prévisible :

$$\begin{aligned} \langle M^{1,F,f} \rangle_t \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \int_0^t \int_0^M b(S_u, x) \int_0^1 [F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f \rangle) \\ - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)]^2 Q(d\alpha) \nu_u(dx) du ; \end{aligned}$$

(ii) si pour tout $t \geq 0$

$$\mathbb{E}\left(\int_0^t \int_0^M |F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x, f \rangle) - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)| \nu_u(dx) du\right) < +\infty$$

alors le processus $(M_t^{2,F,f})_{t \geq 0}$ est une $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ -martingale. Si de plus pour tout $t \geq 0$

$$\mathbb{E}\left(\int_0^t \int_0^M |F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x, f \rangle) - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)|^2 \nu_u(dx) du\right) < +\infty$$

alors le processus $(M_t^{2,F,f})_{t \geq 0}$ est une $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ -martingale de carré intégrable et de variation quadratique prévisible

$$\langle M^{2,F,f} \rangle_t \stackrel{\text{déf}}{=} D \int_0^t \int_0^M [F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x, f \rangle) - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)]^2 \nu_u(dx) du.$$

Lemme 2.4.5 (Contrôle de la taille de la population). *Soit $t > 0$, s'il existe $p \geq 1$ tel que $\mathbb{E}(\langle \nu_0, 1 \rangle^p) < \infty$, alors :*

$$\mathbb{E}\left(\sup_{0 \leq u \leq t} \langle \nu_u, 1 \rangle^p\right) \leq C_{p,t}$$

où $C_{p,t} < \infty$ dépend de p , de t et de la condition initiale.

Démonstration. Pour tout $n \in \mathbb{N}$, on définit le temps d'arrêt suivant :

$$\tau_n \stackrel{\text{déf}}{=} \inf\{u \geq 0, N_u \geq n\}.$$

La Proposition 2.4.3, appliquée à $F(s, x) = x^p$ et $f(x) = 1$, donne :

$$\begin{aligned} \langle \nu_t, 1 \rangle^p &= \langle \nu_0, 1 \rangle^p + \iiint\limits_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u-}^j)/\bar{b}\}} \\ &\quad \times [(\langle \nu_{u-}, 1 \rangle + 1)^p - \langle \nu_{u-}, 1 \rangle^p] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &\quad + \iint\limits_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u-}\}} [(\langle \nu_{u-}, 1 \rangle - 1)^p - \langle \nu_{u-}, 1 \rangle^p] \mathcal{N}_2(du, dj) \\ &\leq \langle \nu_0, 1 \rangle^p + \iiint\limits_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u-}\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u-}^j)/\bar{b}\}} \\ &\quad \times [(\langle \nu_{u-}, 1 \rangle + 1)^p - \langle \nu_{u-}, 1 \rangle^p] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta). \end{aligned}$$

En utilisant l'inégalité $(1 + y)^p - y^p \leq C_p(1 + y^{p-1})$ et en passant au supremum, on

obtient :

$$\begin{aligned} \sup_{0 \leq u \leq t \wedge \tau_n} \langle \nu_u, 1 \rangle^p \leq \langle \nu_0, 1 \rangle^p + C_p \int \int \int \int_{[0, t \wedge \tau_n] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} 1_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u, X_{u^-}^j) / \bar{b}\}} \\ \times \left[1 + \langle \nu_{u^-}, 1 \rangle^{p-1} \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta). \end{aligned}$$

La Proposition 2.4.4, ainsi que l'inégalité $(1 + y^{p-1})y \leq 2(1 + y^p)$ nous donnent :

$$\mathbb{E} \left(\sup_{0 \leq u \leq t \wedge \tau_n} \langle \nu_u, 1 \rangle^p \right) \leq \mathbb{E}(\langle \nu_0, 1 \rangle^p) + 2\bar{b} C_p \mathbb{E} \int_0^t (1 + \langle \nu_{u \wedge \tau_n}, 1 \rangle^p) du.$$

Le théorème de Fubini puis le lemme de Gronwall nous permettent de conclure que pour tout $t < \infty$:

$$\mathbb{E} \left(\sup_{0 \leq u \leq t \wedge \tau_n} \langle \nu_u, 1 \rangle^p \right) \leq \left(\mathbb{E}(\langle \nu_0, 1 \rangle^p) + 2\bar{b} C_p t \right) \exp(2\bar{b} C_p t) =: C_{p,t}$$

où $C_{p,t} < \infty$ car $\mathbb{E}(\langle \nu_0, 1 \rangle^p) < \infty$.

De plus, la suite de temps d'arrêts τ_n tend vers l'infini p.s., sinon, il existerait $T_0 < \infty$ tel que $\mathbb{P}(\sup_n \tau_n < T_0) = \varepsilon_{T_0} > 0$; on obtiendrait alors $\mathbb{E}(\sup_{0 \leq u \leq T_0 \wedge \tau_n} \langle \nu_u, 1 \rangle^p) \geq \varepsilon_{T_0} n^p$, ce qui contredirait l'inégalité ci-dessus. Ce résultat s'obtient également en utilisant le fait que le nombre de sauts du processus $(N_t)_{t \geq 0}$ reste borné sur tout intervalle borné, le taux de division étant borné. Le Théorème de convergence monotone nous donne donc :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\sup_{0 \leq u \leq t} \langle \nu_u, 1 \rangle^p \right) &= \mathbb{E} \left(\liminf_{n \rightarrow \infty} \sup_{0 \leq u \leq t \wedge \tau_n} \langle \nu_u, 1 \rangle^p \right) \\ &= \liminf_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E} \left(\sup_{0 \leq u \leq t \wedge \tau_n} \langle \nu_u, 1 \rangle^p \right) \leq C_{p,t}. \end{aligned}$$

□

Remarque 2.4.6. *En particulier, si $\mathbb{E}\langle \nu_0, 1 \rangle < \infty$ et si la fonction F est bornée, alors d'après le Lemme 2.4.5 et la Proposition 2.4.4, $(M_t^{1,F,f})_{t \geq 0}$ et $(M_t^{2,F,f})_{t \geq 0}$ sont des martingales.*

Lemme 2.4.7. *Si $\mathbb{E}\langle \nu_0, 1 \rangle + \mathbb{E}(S_0) < \infty$ alors :*

$$\mathbb{E} \left(\int_0^t |\rho_s(S_u, \nu_u)| du \right) \leq D t \mathbb{E}(S_0 \vee \mathbf{s}_{\text{in}}) + \frac{k}{V} \bar{g} \mathbb{E} \left(\int_0^t \langle \nu_u, 1 \rangle du \right) < \infty.$$

Démonstration. Comme $S_u \geq 0$ et g est une fonction positive,

$$\rho_s(S_u, \nu_u) \leq D \mathbf{s}_{\text{in}}.$$

D'autre part, pour tout $(s, x) \in \mathbb{R}_+ \times [0, M]$, $g(s, x) \leq \bar{g}$. De plus $\frac{d}{dt} S_t \leq D(\mathbf{s}_{\text{in}} - S_t)$, d'où $S_u \leq S_0 \vee \mathbf{s}_{\text{in}}$. Ainsi :

$$\rho_s(S_u, \nu_u) \geq -D(S_0 \vee \mathbf{s}_{\text{in}}) - \frac{k}{V} \bar{g} \langle \nu_u, 1 \rangle.$$

On en déduit donc que

$$\int_0^t |\rho_s(S_u, \nu_u)| du \leq D t (S_0 \vee \mathbf{s}_{\text{in}}) + \frac{k}{V} \bar{g} \int_0^t \langle \nu_u, 1 \rangle du.$$

D'après le Lemme 2.4.5, le dernier terme est intégrable d'où le résultat cherché. \square

On introduit l'opérateur :

$$\begin{aligned} \mathcal{L}\Phi(s, \nu) &\stackrel{\text{d\'ef}}{=} (D(\mathbf{s}_{\text{in}} - s) - k \mu(s, \nu)) \partial_s F(s, \langle \nu, f \rangle) + \langle \nu, g(s, \cdot) f' \rangle \partial_x F(s, \langle \nu, f \rangle) \\ &+ \int_0^M b(s, x) \int_0^1 [\Phi(s, \nu - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}) - \Phi(s, \nu)] Q(d\alpha) \nu(dx) \\ &+ D \int_0^M [\Phi(s, \nu - \delta_x) - \Phi(s, \nu)] \nu(dx) \end{aligned} \quad (2.26)$$

défini pour toute fonction Φ de la forme $\Phi(s, \nu) = F(s, \langle \nu, f \rangle)$, où $F \in C^{1,1}(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R})$ et $f \in C^1([0, M])$, et tout $(s, \nu) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P([0, M])$. Par la suite $\mathcal{L}\Phi(s, \nu)$ sera noté $\mathcal{L}F(s, \langle \nu, f \rangle)$.

Théorème 2.4.8 (Le générateur infinitésimal). *Le processus $(S_t, \nu_t)_{t \geq 0}$ à valeurs dans $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P([0, M])$ est markovien de générateur infinitésimal \mathcal{L} défini par (2.26), pour tout $\Phi(s, \nu) = F(s, \langle \nu, f \rangle)$ avec $F \in C_b^{1,1}(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R})$ et $f \in C^1([0, M])$.*

Démonstration. On suppose que les conditions initiales $S_0 = s \in \mathbb{R}_+$ et $\nu_0 = \nu \in \mathcal{M}_P([0, M])$ sont déterministes. Comme la fonction F est bornée, d'après la Proposition 2.4.3 et la Remarque 2.4.6 :

$$\mathbb{E}(F(S_t, \langle \nu_t, f \rangle)) = F(s, \langle \nu, f \rangle) + \mathbb{E}(\Psi(t))$$

où

$$\begin{aligned} \Psi(t) &\stackrel{\text{déf}}{=} \int_0^t \rho_s(S_u, \nu_u) \partial_s F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle) du \\ &\quad + \int_0^t \langle \nu_u, g(S_u, \cdot) f' \rangle \partial_x F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle) du \\ &\quad + \int_0^t \int_0^M \int_0^1 b(S_u, x) \left[F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f \rangle) \right. \\ &\quad \quad \quad \left. - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle) \right] Q(d\alpha) \nu_u(dx) du \\ &\quad + D \int_0^t \int_0^M [F(S_u, \langle \nu_u - \delta_x, f \rangle) - F(S_u, \langle \nu_u, f \rangle)] \nu_u(dx) du. \end{aligned}$$

De plus,

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \Psi(t) \Big|_{t=0} &= (D(\mathbf{s}_{\text{in}} - s) - k \mu(s, \nu)) \partial_s F(s, \langle \nu, f \rangle) + \langle \nu, g(s, \cdot) f' \rangle \partial_x F(s, \langle \nu, f \rangle) \\ &\quad + \int_0^M \int_0^1 b(s, x) \left[F(s, \langle \nu - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f \rangle) - F(s, \langle \nu, f \rangle) \right] Q(d\alpha) \nu(dx) \\ &\quad + D \int_0^M [F(s, \langle \nu - \delta_x, f \rangle) - F(s, \langle \nu, f \rangle)] \nu(dx) \end{aligned}$$

donc, comme F , $\partial_s F$, $\partial_x F$ et f' sont bornées

$$\begin{aligned} \left| \frac{\partial}{\partial t} \Psi(t) \Big|_{t=0} \right| &\leq D(\mathbf{s}_{\text{in}} + s) \\ &\quad + \left(\frac{k}{V} \bar{g} \|\partial_s F\|_\infty + \bar{g} \|f'\|_\infty \|\partial_x F\|_\infty + 2(\bar{b} + D) \|F\|_\infty \right) \langle \nu, 1 \rangle. \end{aligned}$$

Le membre de droite de la dernière équation est fini. On peut ainsi appliquer le théorème de dérivation sous l'espérance, l'application $t \mapsto \mathbb{E}(F(S_t, \langle \nu_t, f \rangle))$ est donc dérivable en $t = 0$ de dérivée $\mathcal{L}F(s, \langle \nu, f \rangle)$ définie par (2.26). \square

Remarque 2.4.9. *Il est suffisant de décrire le générateur infinitésimal sur l'ensemble des fonctions cylindriques de la forme :*

$$\Phi(s, \nu) \stackrel{\text{déf}}{=} F(S, \langle \nu, f \rangle), \quad F \in C_b^{1,1}(\mathbb{R}^2), f \in C^1([0, M])$$

car cet ensemble caractérise la convergence en loi (cf. Proposition A.1.2). L'expression du générateur sur l'ensemble de ces fonctions caractérise donc la loi du processus $(S_t, \nu_t)_{t \geq 0}$.

Remarque 2.4.10. *On définit le temps de lessivage comme étant le temps d'arrêt :*

$$\tau_w \stackrel{\text{déf}}{=} \inf\{t \geq 0; N_t = \langle \nu_t, 1 \rangle = 0\}$$

avec la convention $\inf \emptyset = +\infty$. Avant τ_w le générateur est donné par (2.26), après cet instant ν_t est la mesure nulle, i.e. le chemostat ne contient plus de bactérie, et le générateur se réduit simplement au générateur associé à l'équation différentielle $dS_t/dt = D(\mathbf{s}_{\text{in}} - S_t)$ couplée à la mesure nulle $\langle \nu_t, f \rangle = 0$ pour tout $f \in C^1([0, M])$.

Remarque 2.4.11. On note $Y_t = \frac{1}{V} \langle \nu_t, I \rangle$ la concentration en biomasse à l'instant t . Alors en passant à l'espérance, on retrouve à nouveau la loi de conservation énoncée pour les trois modèles précédents. En effet

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E}(S_t + k Y_t) = \mathcal{L}F(S_t, \langle \nu_t, f \rangle)$$

avec $F(s, x) = s + \frac{k}{V} x$ et $f(x) = x$. En appliquant le Théorème 2.4.8, on obtient alors :

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E}(S_t + k Y_t) = D(\mathbf{s}_{\text{in}} - \mathbb{E}(S_t + k Y_t)).$$

Chapitre 3

Convergence du processus microscopique renormalisé vers un système d'équations intégro-différentielles

Dans ce chapitre, nous démontrons que le processus microscopique couplé du substrat et de la population bactérienne (2.10) converge, en grande population, vers la solution d'un système d'équations intégro-différentielles. Afin d'obtenir ce résultat de convergence en grande population, nous construisons, pour tout $n \in \mathbb{N}^*$, un processus renormalisé $(S_t^n, \bar{v}_t^n)_{t \geq 0}$, dont la taille de la population initiale est d'ordre n et nous démontrons la convergence de la suite de processus :

$$((S_t^n, \bar{v}_t^n)_{0 \leq t \leq T})_{n \in \mathbb{N}^*}$$

dans l'espace :

$$\mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) \times \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$$

muni de la métrique produit de la norme infinie sur $\mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+)$ par la métrique de Skorohod sur $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ où $\mathcal{M}_F([0, M])$ est muni de la topologie de la convergence étroite (voir Annexe A.2).

La renormalisation doit avoir pour effet que la densité de la population bactérienne doit croître à l'infini pour tout $t \in [0, T]$, nous devons alors également diminuer la compétition entre les individus à mesure que l'on augmente la taille de la population. Cette

compétition est indirecte et intervient dans la consommation du substrat, qui est une ressource limitante. Nous avons alors deux possibilités : soit nous diminuons la consommation du substrat par les individus pour une croissance équivalente de biomasse, soit nous augmentons la quantité de substrat dans le chemostat. Nous choisissons cette dernière option, en considérant un volume croissant en fonction de n .

Pour démontrer le résultat de convergence, énoncé au Théorème 3.3.1, nous nous inspirons des méthodes utilisées par Fournier et Méléard [24] pour des populations spatialisées, par Champagnat *et al.* [11] pour des populations structurées en trait et par Tran [64] pour des populations structurées en trait et en âge.

À la Section 3.1, nous construisons le processus renormalisé. À la Section 3.2, nous étudions ce processus renormalisé, notamment nous donnons des propriétés de martingales et de moments ainsi que son générateur infinitésimal. Nous énonçons et démontrons le résultat de convergence de la suite de processus renormalisés à la Section 3.3. À la Section 3.4, nous donnons un résultat d'existence de densité pour le modèle limite obtenu à la Section 3.3.

3.1 Renormalisation du processus

La renormalisation doit avoir pour effet que la densité de population bactérienne doit croître à l'infini. Pour cela, d'une part on considère un volume croissant :

$$V_n = nV$$

pour tout $n \in \mathbb{N}^*$ et on note $(S_t^n, \nu_t^n)_{t \geq 0}$ le processus défini par (2.24) où V est remplacé par V_n ; on note $X_t^{n,1}, \dots, X_t^{n,N_t^n}$ les N_t^n individus de ν_t^n ; d'autre part, on introduit le processus renormalisé :

$$\bar{\nu}_t^n \stackrel{\text{d\'ef}}{=} \frac{1}{n} \nu_t^n, \quad n \in \mathbb{N}^*, t \geq 0 \quad (3.1)$$

et on suppose qu'il existe ξ_0 et S_0 des variables aléatoires de $\mathcal{M}_F([0, M])$ et \mathbb{R}_+ telles que :

$$\begin{aligned} \bar{\nu}_0^n &= \frac{1}{n} \nu_0^n \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \xi_0 \text{ en loi dans } \mathcal{M}_F([0, M]), \\ S_0^n &= S_0, \quad \forall n \in \mathbb{N}^*. \end{aligned}$$

ξ_0 est la mesure limite après renormalisation de la densité de population à l'instant initial que nous supposons telle que $\langle \xi_0, 1 \rangle > 0$ p.s.

Nous introduisons le sous-ensemble de $\mathcal{M}_F([0, M])$ suivant :

$$\mathcal{M}_P^n([0, M]) \stackrel{\text{déf}}{=} \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^N \delta_{x^i} ; N \in \mathbb{N}, x^i \in [0, M] \right\}.$$

Le processus $(S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0}$ est alors défini sur $\mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) \times \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_P^n([0, M]))$ par :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} S_t^n &= D(\mathbf{s}_{\text{in}} - S_t^n) - \frac{k}{V_n} \int_0^M g(S_t^n, x) \nu_t^n(dx) \\ &= D(\mathbf{s}_{\text{in}} - S_t^n) - \frac{k}{V} \int_0^M g(S_t^n, x) \bar{\nu}_t^n(dx) = \rho_s(S_t^n, \bar{\nu}_t^n) \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \bar{\nu}_t^n &= \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \delta_{A_t^i(S_0^n, \nu_0^n)} \\ &+ \frac{1}{n} \iiint_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}^n\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u^n, X_{u^-}^{n,j})/\bar{b}\}} \left[- \sum_{i=1}^{N_{u^-}^n} \delta_{A_{t-u}^i(S_u^n, \nu_{u^-}^n)} \right. \\ &\quad \left. + \sum_{i=1}^{N_{u^-}^n+1} \delta_{A_{t-u}^i(S_u^n, \nu_{u^-}^n - \delta_{X_{u^-}^{n,j}} + \delta_{\alpha X_{u^-}^{n,j}} + \delta_{(1-\alpha)X_{u^-}^{n,j}})} \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &+ \frac{1}{n} \iint_{[0, t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}^n\}} \left[- \sum_{i=1}^{N_{u^-}^n} \delta_{A_{t-u}^i(S_u^n, \nu_{u^-}^n)} + \sum_{i=1}^{N_{u^-}^n-1} \delta_{A_{t-u}^i(S_u^n, \nu_{u^-}^n - \delta_{X_{u^-}^{n,j}})} \right] \mathcal{N}_2(du, dj). \end{aligned}$$

Nous allons montrer que la suite de processus renormalisés $(S^n, \bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ converge en loi vers la solution $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$ d'un système d'équations intégro-différentielles introduit plus loin. Cette asymptotique consiste donc à faire croître simultanément le volume du chemostat ainsi que la taille de la population initiale vers l'infini. Comme la concentration en substrat est maintenue au même niveau, cela implique que la population tend vers l'infini.

Remarque 3.1.1. *Du fait de la structure du système précédent et notamment de l'équation précédente, il va nous suffire de démontrer la convergence en loi de la composante $\bar{\nu}_t^n$, celle de S_t^n s'en déduira automatiquement.*

3.2 Étude du processus renormalisé

Dans cette section, nous déterminons tout d'abord la décomposition de la semi-martingale $F(S_t^n, \langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle)$ pour des fonctions F et f régulières. Nous donnons ensuite des propriétés de moments, notamment sur la taille de la population, et de martingales qui nous seront utiles pour démontrer le résultat de convergence énoncé à la section suivante.

Enfin nous donnons le g en erateur infinitesimal du processus renormalis e sur une classe particuli ere de fonctions tests.

Lemme 3.2.1. *Soient $n \in \mathbb{N}^*$, $F \in C^{1,1}(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R})$ et $f \in C^1([0, M])$. Pour tout $t > 0$,*

$$\begin{aligned} F(S_t^n, \langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle) &= F(S_0^n, \langle \bar{\nu}_0^n, f \rangle) \\ &+ \int_0^t \left(D(\mathbf{s}_{\text{in}} - S_u^n) - \frac{k}{V} \int_0^M g(S_u^n, x) \bar{\nu}_u^n(dx) \right) \partial_s F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n, f \rangle) du \\ &+ \int_0^t \langle \bar{\nu}_u^n, g(S_u^n, \cdot) f' \rangle \partial_x F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n, f \rangle) du \\ &+ n \int_0^t \int_{[0, M]} b(S_u^n, x) \int_0^1 \left[F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n - \frac{1}{n} \delta_x + \frac{1}{n} \delta_{\alpha x} + \frac{1}{n} \delta_{(1-\alpha)x}, f \rangle) \right. \\ &\quad \left. - F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n, f \rangle) \right] Q(d\alpha) \bar{\nu}_u^n(dx) du \\ &+ Dn \int_0^t \int_0^M \left[F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n - \frac{1}{n} \delta_x, f \rangle) - F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n, f \rangle) \right] \bar{\nu}_u^n(dx) du + Z_t^{F, f, n} \end{aligned}$$

o u $Z_t^{F, f, n} = M_t^{1, F, f, n} + M_t^{2, F, f, n}$, avec

$$\begin{aligned} M_t^{1, F, f, n} &\stackrel{\text{d ef}}{=} \iiint_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_u^n\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u^n, X_u^{n, j})/\bar{b}\}} \\ &\quad \left[F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n - \frac{1}{n} \delta_{X_u^{n, j}} + \frac{1}{n} \delta_{\alpha X_u^{n, j}} + \frac{1}{n} \delta_{(1-\alpha) X_u^{n, j}}, f \rangle) \right. \\ &\quad \left. - F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n, f \rangle) \right] \tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ M_t^{2, F, f, n} &\stackrel{\text{d ef}}{=} + \iint_{[0, t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_u^n\}} \left[F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n - \frac{1}{n} \delta_{X_u^{n, j}}, f \rangle) - F(S_u^n, \langle \bar{\nu}_u^n, f \rangle) \right] \tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj). \end{aligned} \tag{3.2}$$

D emonstration. Il suffit de remarquer que $F(S_t^n, \langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle) = F(S_t^n, \langle \nu_t^n, \frac{1}{n} f \rangle)$ et d'appliquer la Proposition 2.4.3. \square

Lemme 3.2.2. *Si $\sup_{n \in \mathbb{N}^*} \mathbb{E}(\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p) < \infty$ pour $p \geq 1$, alors :*

$$\sup_{n \in \mathbb{N}^*} \mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, t]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) < C_{t, p}$$

o u $C_{t, p}$ ne d epend que de t et p .

Contrairement au Lemme 2.4.5, le lemme pr ec edent nous donne une majoration uniforme en la taille initiale n de la population.

D emonstration. Pour tous $n \in \mathbb{N}^*$ et $N \geq 0$, on d efinit le temps d'arr et suivant :

$$\tau_N^n = \inf \{ t \geq 0, \langle \bar{\nu}_t^n, 1 \rangle \geq N \}.$$

Le Lemme 3.2.1 appliqué à $F(s, x) = x^p$ et $f(x) = 1$, donne :

$$\begin{aligned} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p &= \langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p \\ &+ \iiint_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}^n\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u^n, X_{u^-}^{n, j})/\bar{b}\}} \\ &\quad \left[\left(\langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle + \frac{1}{n} \right)^p - \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &+ \iint_{[0, t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}^n\}} \left[\left(\langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle - \frac{1}{n} \right)^p - \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right] \mathcal{N}_2(du, dj). \end{aligned}$$

En utilisant l'inégalité $(1+y)^p - y^p \leq C_p(1+y^{p-1})$, on vérifie aisément que $(\frac{1}{n} + y)^p - y^p \leq \frac{C_p}{n}(1+y^{p-1})$. En passant au supremum on obtient ainsi :

$$\begin{aligned} \sup_{u \in [0, t \wedge \tau_N^n]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p &\leq \langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p \\ &+ \frac{C_p}{n} \iiint_{[0, t \wedge \tau_N^n] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}^n\}} \mathbf{1}_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u^n, X_{u^-}^{n, j})/\bar{b}\}} \\ &\quad (1 + \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^{p-1}) \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta). \end{aligned}$$

En prenant l'espérance dans l'équation précédente et en appliquant la Proposition 2.4.4 (pour le cas renormalisé) on obtient :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, t \wedge \tau_N^n]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) &\leq \mathbb{E}(\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p) + C_p \mathbb{E} \int_0^{t \wedge \tau_N^n} (1 + \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^{p-1}) \int_0^M b(S_u^n, x) \bar{\nu}_u^n(dx) du \\ &\leq \mathbb{E}(\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p) + \bar{b} C_p \int_0^t \mathbb{E} \left(\langle \bar{\nu}_{u \wedge \tau_N^n}^n, 1 \rangle + \langle \bar{\nu}_{u \wedge \tau_N^n}^n, 1 \rangle^p \right) du. \end{aligned}$$

Comme :

$$\langle \bar{\nu}_{u \wedge \tau_N^n}^n, 1 \rangle + \langle \bar{\nu}_{u \wedge \tau_N^n}^n, 1 \rangle^p \leq 2 \left(1 + \langle \bar{\nu}_{u \wedge \tau_N^n}^n, 1 \rangle^p \right),$$

on obtient :

$$\mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, t \wedge \tau_N^n]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) \leq \mathbb{E}(\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p) + 2\bar{b} C_p t + 2\bar{b} C_p \int_0^t \mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, u \wedge \tau_N^n]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) du$$

et en appliquant le lemme de Gronwall, on a

$$\mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, t \wedge \tau_N^n]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) \leq \left(\mathbb{E}(\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p) + 2\bar{b} C_p t \right) \exp(2\bar{b} C_p t).$$

La suite de temps d'arrêt τ_N^n tend vers l'infini quand N tend vers l'infini pour les mêmes raisons que celles énoncées dans la démonstration du Lemme 2.4.5. D'après le lemme de

Fatou, on a donc :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, t]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) &= \mathbb{E} \left(\liminf_{N \rightarrow \infty} \sup_{u \in [0, t \wedge \tau_N^n]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) \\ &\leq \liminf_{N \rightarrow \infty} \mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, t \wedge \tau_N^n]} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle^p \right) \\ &\leq \left(\mathbb{E} (\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p) + 2\bar{b} C_p t \right) \exp(2\bar{b} C_p t) \end{aligned}$$

et comme $\sup_{n \in \mathbb{N}^*} \mathbb{E} (\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^p) < \infty$, on en déduit le lemme. \square

Corollaire 3.2.3. *Soient $n \in \mathbb{N}^*$ et $f \in C^1([0, M])$. On suppose que $\mathbb{E} (\langle \bar{\nu}_0^n, 1 \rangle^2) < \infty$, alors pour tout $t > 0$:*

$$\begin{aligned} \langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle &= \langle \bar{\nu}_0^n, f \rangle + \int_0^t \langle \bar{\nu}_u^n, g(S_u^n, \cdot) f' \rangle du \\ &\quad + \int_0^t \int_0^M b(S_u^n, x) \int_0^1 [f(\alpha x) + f((1 - \alpha)x) - f(x)] Q(d\alpha) \bar{\nu}_u^n(dx) du \\ &\quad - D \int_0^t \int_0^M f(x) \bar{\nu}_u^n(dx) du + Z_t^{f, n} \end{aligned} \quad (3.3)$$

où

$$\begin{aligned} Z_t^{f, n} &\stackrel{\text{déf}}{=} \frac{1}{n} \iiint_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} 1_{\{j \leq N_u^n\}} 1_{\{0 \leq \theta \leq b(S_u^n, X_u^{j, n})/\bar{b}\}} \\ &\quad \times [f(\alpha X_u^{j, n}) + f((1 - \alpha) X_u^{j, n}) - f(X_u^{j, n})] \tilde{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &\quad - \frac{1}{n} \iint_{[0, t] \times \mathbb{N}^*} 1_{\{j \leq N_u^n\}} f(X_u^{j, n}) \tilde{N}_2(du, dj) \end{aligned} \quad (3.4)$$

est une martingale de variation quadratique prévisible

$$\begin{aligned} \langle Z^{f, n} \rangle_t &= \frac{1}{n} \int_0^t \int_0^M b(S_u^n, x) \int_0^1 [f(\alpha x) + f((1 - \alpha)x) - f(x)]^2 Q(d\alpha) \bar{\nu}_u^n(dx) du \\ &\quad + \frac{1}{n} D \int_0^t \int_0^M f(x)^2 \bar{\nu}_u^n(dx) du. \end{aligned} \quad (3.5)$$

Démonstration. L'équation (3.3) est obtenue en appliquant le Lemme 3.2.1 avec $F(s, x) = x$. Par ailleurs comme les mesures \tilde{N}_1 et \tilde{N}_2 sont indépendantes, on a :

$$\langle Z^{f, n} \rangle_t = \langle M^{1, F, f, n} \rangle_t + \langle M^{2, F, f, n} \rangle_t.$$

La Proposition 2.4.4 et le Lemme 3.2.2 nous permettent de conclure. \square

Remarque 3.2.4. *Le générateur infinitésimal du processus renormalisé $(S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0}$ est défini pour tous $(s, \nu) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P^n([0, M])$ par :*

$$\begin{aligned} \mathcal{L}^n \Phi(s, \nu) &\stackrel{\text{déf}}{=} (D(\mathbf{s}_{\text{in}} - s) - k \mu(s, \nu)) \partial_s F(s, \langle \nu, f \rangle) + \langle \nu, g(s, \cdot) f' \rangle \partial_x F(s, \langle \nu, f \rangle) \\ &+ n \int_0^M b(s, x) \int_0^1 [\Phi(s, \nu - \frac{1}{n} \delta_x + \frac{1}{n} \delta_{\alpha x} + \frac{1}{n} \delta_{(1-\alpha)x}) - \Phi(s, \nu)] Q(d\alpha) \nu(dx) \\ &+ n D \int_0^M [\Phi(s, \nu - \frac{1}{n} \delta_x) - \Phi(s, \nu)] \nu(dx) \end{aligned}$$

pour tout $\Phi(s, \nu) = F(s, \langle \nu, f \rangle)$ avec $F \in C_b^{1,1}(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R})$ et $f \in C^1([0, M])$. On note que ce générateur possède la même partie “substrat” que le générateur initial (2.26). Ceci justifie à nouveau la Remarque 3.1.1.

Pour démontrer l’unicité de la solution de l’EID limite, nous supposons que l’application $b(s, x)$ est lipschitzienne en s uniformément en x :

$$|b(s_1, x) - b(s_2, x)| \leq k_b |s_1 - s_2| \quad (3.6)$$

pour tout $s_1, s_2 \geq 0$ et tout $x \in [0, M]$. Cette hypothèse ainsi que l’Hypothèse 2.14 seront également utilisées pour démontrer la convergence de l’IBM, voir Théorème 3.3.1.

3.3 Résultat de convergence

Théorème 3.3.1 (Convergence en loi de l’IBM vers l’EID). *On suppose que $\mathbb{E}(\langle \nu_0, 1 \rangle^2) < \infty$. Sous les Hypothèses 2.4.1, (2.18) et (3.6), la suite de processus $((S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0})_{n \in \mathbb{N}^*}$ converge en loi dans l’espace $\mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) \times \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ vers la solution $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$ de :*

$$S_t = S_0 + \int_0^t \left[D(\mathbf{s}_{\text{in}} - S_u) - \frac{k}{V} \int_0^M g(S_u, x) \xi_u(dx) \right] du, \quad (3.7)$$

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, f \rangle &= \langle \xi_0, f \rangle + \int_0^t \left[\int_0^M g(S_u, x) f'(x) \xi_u(dx) \right. \\ &+ \int_0^M \int_0^1 b(S_u, x) [f(\alpha x) + f((1-\alpha)x) - f(x)] Q(d\alpha) \xi_u(dx) \\ &\left. - D \int_0^M f(x) \xi_u(dx) \right] du, \quad \forall f \in C^1([0, M]). \end{aligned} \quad (3.8)$$

Remarque 3.3.2. *L’aléa dans la solution $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$ de (3.7)-(3.8) ne provient que de la condition initiale. Si la condition initiale (S_0, ξ_0) est déterministe alors, sous les hypothèses*

du théorème précédent, la suite de processus $((S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0})_{n \in \mathbb{N}^*}$ converge en probabilité dans l'espace $\mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) \times \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ vers $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$.

Remarque 3.3.3. *Supposons que la solution $\xi_t(dx)$ de l'Équation (3.8) admette une densité $r_t(x)$ par rapport à la mesure de Lebesgue, alors la seconde équation du système (3.7)-(3.8) est une version faible de la seconde équation intégro-différentiel du système (2.4)-(2.5).*

La fin de cette section est dédiée à la démonstration du Théorème 3.3.1.

Notre situation est plus simple que celle étudiée par Roelly-Coppoletta [58], Méléard et Roelly [45] dans la mesure où dans notre cas $[0, M]$ est compact : en effet dans ce cas la topologie étroite (weak) – la plus petite topologie qui rend continue l'application $\nu \rightarrow \langle \nu, f \rangle$ pour toute fonction f continue et bornée – et la topologie vague – la plus petite topologie qui rend continue l'application $\nu \rightarrow \langle \nu, f \rangle$ pour toute fonction f continue à support compact – sont identiques. Cependant le résultat de convergence du Théorème 3.3.1 s'étend au cas non compact en suivant la démarche générale détaillée dans l'Annexe A.3 consistant à démontrer la convergence en loi d'une suite de mesures (voir [24, 11, 64]).

La démonstration de ce théorème se fait en quatre étapes. Les trois premières concernent la convergence de la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$: l'unicité de la solution de l'équation limite (3.7)-(3.8), la tension de la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ et enfin la convergence de la suite. La quatrième étape concerne la convergence de la suite $(S^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$.

Les trois premières étapes, consistant à démontrer la tension de la suite et l'unicité de la valeur d'adhérence pour en déduire la convergence de la suite, sont classiques. Contrairement aux travaux énoncés précédemment ([24, 11, 64]), ces étapes sont réalisées pour un processus $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ couplé à un second processus $(S^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$.

Les étapes 3 et 4 consistent à démontrer que les valeurs d'adhérence de la suite $((S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0})_{n \in \mathbb{N}^*}$ sont solutions de (3.7)-(3.8). Cela permet d'en déduire directement l'existence de solutions de (3.7)-(3.8).

Étape 1 : unicité de la solution de (3.7)-(3.8)

Soit $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$ une solution de (3.7)-(3.8). Montrons tout d'abord que $(\xi_t)_{t \geq 0}$ est de masse finie pour tout $t \geq 0$:

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, 1 \rangle &= \langle \xi_0, 1 \rangle + \int_0^t \int_0^M \int_0^1 b(S_u, x) Q(d\alpha) \xi_u(dx) du - D \int_0^t \int_0^M \xi_u(dx) du \\ &\leq \langle \xi_0, 1 \rangle + (\bar{b} - D) \int_0^t \langle \xi_u, 1 \rangle du, \end{aligned}$$

d'après le lemme de Gronwall, on obtient alors :

$$\langle \xi_t, 1 \rangle \leq \langle \xi_0, 1 \rangle e^{(\bar{b}-D)t} < \infty. \quad (3.9)$$

On introduit la norme suivante sur $\mathcal{M}_F([0, M])$:

$$\|\bar{\nu}\| \stackrel{\text{déf}}{=} \sup \left\{ |\langle \bar{\nu}, f \rangle| ; f \in C^1([0, M]), \|f\|_\infty \leq 1, \|f'\|_\infty \leq 1 \right\}$$

et on considère deux solutions $(S_t^1, \xi_t^1)_{t \geq 0}$ et $(S_t^2, \xi_t^2)_{t \geq 0}$ de (3.7)-(3.8). On a montré précédemment que ξ_t^1 et ξ_t^2 sont de masse finie sur \mathbb{R}_+ , on peut donc définir :

$$C_t \stackrel{\text{déf}}{=} \sup_{0 \leq u \leq t} \langle \xi_u^1 + \xi_u^2, 1 \rangle.$$

Soit $f \in C^1([0, M])$ telle que $\|f\|_\infty \leq 1$ et $\|f'\|_\infty \leq 1$, d'après (3.8) et les conditions lipschitziennes (2.14) et (3.6),

$$\begin{aligned} |\langle \xi_t^1 - \xi_t^2, f \rangle| &\leq \int_0^t \left| \int_0^M f'(x) \left[g(S_u^1, x) [\xi_u^1(dx) - \xi_u^2(dx)] \right. \right. \\ &\quad \left. \left. - [g(S_u^2, x) - g(S_u^1, x)] \xi_u^2(dx) \right] \right| du \\ &\quad + \int_0^t \left| \int_0^M \int_0^1 [f(\alpha x) + f((1-\alpha)x) - f(x)] Q(d\alpha) \right. \\ &\quad \left. [b(S_u^1, x) [\xi_u^1(dx) - \xi_u^2(dx)] - [b(S_u^2, x) - b(S_u^1, x)] \xi_u^2(dx)] \right| du \\ &\quad + D \int_0^t \left| \int_0^M f(x) (\xi_u^1(dx) - \xi_u^2(dx)) \right| du \\ &\leq (\bar{g} + 3\bar{b} + D) \int_0^t \|\xi_u^1 - \xi_u^2\| du + C_t (k_g + 3k_b) \int_0^t |S_u^1 - S_u^2| du. \end{aligned}$$

En prenant le supremum sur les fonctions f , on obtient :

$$\|\xi_t^1 - \xi_t^2\| \leq (\bar{g} + 3\bar{b} + D) \int_0^t \|\xi_u^1 - \xi_u^2\| du + C_t (k_g + 3k_b) \int_0^t |S_u^1 - S_u^2| du.$$

De plus, d'après (3.7) :

$$\begin{aligned} |S_t^1 - S_t^2| &\leq D \int_0^t |S_u^1 - S_u^2| du \\ &\quad + \frac{k}{V} \int_0^t \left| \int_0^M \left(g(S_u^1, x) [\xi_u^1(dx) - \xi_u^2(dx)] - [g(S_u^2, x) - g(S_u^1, x)] \xi_u^2(dx) \right) \right| du \\ &\leq \left(D + \frac{k}{V} C_t k_g \right) \int_0^t |S_u^1 - S_u^2| du + \frac{k}{V} \bar{g} \int_0^t \|\xi_u^1 - \xi_u^2\| du. \end{aligned}$$

On pose :

$$M_t \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \max \left\{ \bar{g} + 3\bar{b} + D + \frac{k}{V} \bar{g}, C_t(k_g + 3k_b) + D + \frac{k}{V} C_t k_g \right\}$$

alors :

$$\|\xi_t^1 - \xi_t^2\| + |S_t^1 - S_t^2| \leq M_t \int_0^t (\|\xi_u^1 - \xi_u^2\| + |S_u^1 - S_u^2|) du.$$

D'apr\u00e8s le lemme de Gronwall on a donc $\|\xi_t^1 - \xi_t^2\| + |S_t^1 - S_t^2| = 0$ pour tout $t \geq 0$, d'o\u00f9 $\xi_t^1 = \xi_t^2$ et $S_t^1 = S_t^2$.

\u00c9tape 2 : tension de la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$

On montre la tension de la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$. D'apr\u00e8s Roelly-Coppoletta [58, Th\u00e9or\u00e8me 2.1] cela revient \u00e0 d\u00e9montrer la tension de $(\langle \bar{\nu}^n, f \rangle)_{n \in \mathbb{N}^*}$ dans $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{R})$ pour toute fonction f dans un ensemble dense dans $C([0, M])$, ici nous prendrons $f \in C^1([0, M])$. Pour montrer ce dernier r\u00e9sultat, d'apr\u00e8s le crit\u00e8re d'Aldous-Rebolledo [42, Corollaire 2.3.3], il est suffisant de v\u00e9rifier les propri\u00e9t\u00e9s suivantes :

(i) La suite $(\langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle)_{n \in \mathbb{N}^*}$ est tendue pour tout $t \geq 0$.

(ii) Soient $A_t^{f,n}$ et $Z_t^{f,n}$ respectivement la partie \u00e0 variation finie et la partie martingale de :

$$\langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle = \langle \bar{\nu}_0^n, f \rangle + A_t^{f,n} + Z_t^{f,n}.$$

Pour tous $t > 0$, $\varepsilon > 0$, $\eta > 0$ il existe $\delta > 0$ et n_0 tels que pour toute suite de temps d'arr\u00eat $(\tau_n)_n$ avec $\tau_n \leq t$:

$$\sup_{n \geq n_0} \sup_{\theta \in [0, \delta]} \mathbb{P} \left(|A_{\tau_n + \theta}^{f,n} - A_{\tau_n}^{f,n}| \geq \eta \right) \leq \varepsilon, \quad (3.10)$$

$$\sup_{n \geq n_0} \sup_{\theta \in [0, \delta]} \mathbb{P} \left(|\langle Z_{\tau_n + \theta}^{f,n} \rangle - \langle Z_{\tau_n}^{f,n} \rangle| \geq \eta \right) \leq \varepsilon. \quad (3.11)$$

Preuve de (i)

Pour tout $K > 0$, d'apr\u00e8s l'in\u00e9galit\u00e9 de Markov,

$$\mathbb{P}(|\langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle| \geq K) \leq \frac{1}{K} \|f\|_\infty \sup_{n \in \mathbb{N}^*} \mathbb{E}(\langle \bar{\nu}_t^n, 1 \rangle)$$

et en utilisant le Lemme 3.2.2, on d\u00e9duit (i).

Preuve de (ii)

On a :

$$\begin{aligned} A_t^{f,n} &= \int_0^t \langle \bar{\nu}_u^n, g(S_u^n, \cdot) f' \rangle du \\ &\quad + \int_0^t \int_0^M \int_0^1 b(S_u^n, x) [f(\alpha x) + f((1-\alpha)x) - f(x)] Q(d\alpha) \bar{\nu}_u^n(dx) du \\ &\quad - D \int_0^t \int_0^M f(x) \bar{\nu}_u^n(dx) du \end{aligned}$$

ainsi, d'après le Lemme 3.2.2, pour toute suite de temps d'arrêt $(\tau_n)_n$ avec $\tau_n \leq t$:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}|A_{\tau_n+\theta}^{f,n} - A_{\tau_n}^{f,n}| &\leq (\|f'\|_\infty \bar{g} + 3 \|f\|_\infty \bar{b} + D \|f\|_\infty) \mathbb{E} \int_{\tau_n}^{\tau_n+\theta} \langle \bar{\nu}_u^n, 1 \rangle du \\ &\leq (\|f'\|_\infty \bar{g} + 3 \|f\|_\infty \bar{b} + D \|f\|_\infty) C_{t+\theta,1} \theta. \end{aligned}$$

En utilisant (3.5), on a également

$$\mathbb{E}|\langle Z^{f,n} \rangle_{\tau_n+\theta} - \langle Z^{f,n} \rangle_{\tau_n}| \leq \frac{1}{n} (9\bar{b} + D) \|f\|_\infty^2 C_{t+\theta,1} \theta.$$

Ainsi $\mathbb{E}|A_{\tau_n+\theta}^{f,n} - A_{\tau_n}^{f,n}| + \mathbb{E}|\langle Z^{f,n} \rangle_{\tau_n+\theta} - \langle Z^{f,n} \rangle_{\tau_n}| \leq C\theta$ et on obtient donc (ii) à l'aide de l'inégalité de Markov.

Donc, d'après le critère d'Aldous-Rebolledo, la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ est tendue.

Étape 3 : convergence de la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$

Pour conclure la démonstration du théorème il suffit de montrer que la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}}$ possède une unique valeur d'adhérence et que celle-ci est égale à ξ solution de (3.8). Pour caractériser cette valeur d'adhérence, pour $f \in C^1([0, M])$ fixé, on introduit la fonction suivante, définie pour tout $\zeta \in \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$:

$$\begin{aligned} \Psi_t(\zeta) &\stackrel{\text{déf}}{=} \langle \zeta_t, f \rangle - \langle \zeta_0, f \rangle - \int_0^t \left[\int_0^M g(S_u^\zeta, x) f'(x) \zeta_u(dx) \right. \\ &\quad \left. + \int_0^M \int_0^1 b(S_u^\zeta, x) [f(\alpha x) + f((1-\alpha)x) - f(x)] Q(d\alpha) \zeta_u(dx) \right. \\ &\quad \left. - D \int_0^M f(x) \zeta_u(dx) \right] du \end{aligned} \quad (3.12)$$

où S_t^ζ est défini de manière unique par :

$$S_t^\zeta \stackrel{\text{déf}}{=} S_0 + \int_0^t \left(D(s_{\text{in}} - S_u^\zeta) - \frac{k}{V} \int_0^M g(S_u^\zeta, x) \zeta_u(dx) \right) du. \quad (3.13)$$

Ainsi, si $\Psi_t(\zeta) = 0$ pour tout $t \geq 0$ et tout $f \in C^1([0, M])$ alors $(S^\zeta, \zeta) = (S, \xi)$ où (S, ξ) est l'unique solution de (3.7)-(3.8).

D'après l'étape précédente, la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ est tendue. D'après le Théorème de Prokhorov, on peut donc en extraire une sous-suite $(\bar{\nu}^{n'})_{n'}$ convergente en loi dans $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ et on note $\tilde{\nu}$ sa limite.

Sous-étape 3.1 : Continuité p.s. de la limite $\tilde{\nu}$.

Lemme 3.3.4. $\tilde{\nu}(\omega) \in \mathcal{C}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ pour tout ω p.s.

Démonstration. Pour tout $f \in \mathcal{C}([0, M])$ tel que $\|f\|_\infty \leq 1$, on a :

$$|\langle \bar{\nu}_t^{n'}, f \rangle - \langle \bar{\nu}_{t^-}^{n'}, f \rangle| \leq \frac{1}{n'} |\langle \nu_t^{n'}, 1 \rangle - \langle \nu_{t^-}^{n'}, 1 \rangle|.$$

Or $|\langle \nu_t^{n'}, 1 \rangle - \langle \nu_{t^-}^{n'}, 1 \rangle|$ représente la différence du nombre d'individus entre $\nu_t^{n'}$ et $\nu_{t^-}^{n'}$, qui est au plus égale à 1. Donc :

$$\sup_{t \in [0, T]} \left\| \bar{\nu}_t^{n'} - \bar{\nu}_{t^-}^{n'} \right\|_{\text{TV}} \leq \frac{1}{n'},$$

où $\|\cdot\|_{\text{TV}}$ est la norme en variation totale définie en Annexe (A.2). La distance de Prokhorov étant dominée par la distance en variation totale, on en déduit ainsi que le processus limite $\tilde{\nu}$ est presque sûrement continu [23, Théorème 10.2 page 148]. \square

Sous-étape 3.2 : Continuité de $\zeta \rightarrow \Psi_t(\zeta)$ en tout ζ continu.

Lemme 3.3.5. Pour tous $t \in [0, T]$ et $f \in C^1([0, M])$ fixés, la fonction Ψ_t définie par (3.12) est continue de $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ à valeurs dans \mathbb{R} en tout $\zeta \in \mathcal{C}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$.

Démonstration. On considère une suite $(\zeta^n)_{n \in \mathbb{N}}$ qui converge vers ζ dans l'espace $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ au sens de la topologie de Skorohod. Comme la limite ζ est continue, la suite ζ^n converge vers ζ pour la topologie uniforme :

$$\sup_{0 \leq t \leq T} d_{\text{PR}}(\zeta_t^n, \zeta_t) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0 \quad (3.14)$$

où d_{PR} est la distance de Prokhorov (voir Annexe A.2).

D'après (3.13), et en utilisant le fait que $b(s, x)$ et $g(s, x)$ sont lipschitziennes en s uniformément en x et bornées (voir (3.6) et (2.14)), on vérifie aisément que :

$$\begin{aligned} |S_t^{\zeta^n} - S_t^\zeta| &\leq C \int_0^t \left(|S_u^{\zeta^n} - S_u^\zeta| + \left| \int_0^M g(S_u^{\zeta^n}, x) [\zeta_u^n(dx) - \zeta_u(dx)] \right. \right. \\ &\quad \left. \left. - \int_0^M [g(S_u^\zeta, x) - g(S_u^{\zeta^n}, x)] \zeta_u(dx) \right| \right) du \\ &\leq C \int_0^t \left(|S_u^{\zeta^n} - S_u^\zeta| + |\langle \zeta_u^n - \zeta_u, 1 \rangle| \right) du \end{aligned}$$

et le lemme de Gronwall conduit à :

$$|S_t^{\zeta^n} - S_t^\zeta| \leq C \int_0^t |\langle \zeta_u^n - \zeta_u, 1 \rangle| du. \quad (3.15)$$

Ici et dans la suite de la démonstration la constante C ne dépend que de T , f et des paramètres du modèle, et change d'une occurrence à l'autre. Ainsi, d'après (3.12) :

$$\begin{aligned} |\Psi_t(\zeta^n) - \Psi_t(\zeta)| &\leq C \left[|\langle \zeta_t^n - \zeta_t, 1 \rangle| + |\langle \zeta_0^n - \zeta_0, 1 \rangle| \right. \\ &\quad \left. + \int_0^t |S_u^{\zeta^n} - S_u^\zeta| du + \int_0^t |\langle \zeta_u^n - \zeta_u, 1 \rangle| du \right] \\ &\leq C \sup_{0 \leq t \leq T} |\langle \zeta_t^n - \zeta_t, 1 \rangle|. \end{aligned}$$

Soit $\delta_t = d_{\text{PR}}(\zeta_t^n, \zeta_t)$, par définition de la distance de Prokhorov :

$$\begin{aligned} \zeta_t^n([0, M]) - \zeta_t([0, M]^{\delta_t}) &\leq \delta_t, \\ \zeta_t([0, M]) - \zeta_t^n([0, M]^{\delta_t}) &\leq \delta_t, \end{aligned}$$

mais comme l'ensemble des éléments de $[0, M]$ à distance δ_t de $[0, M]$ est $[0, M]$ lui-même, on a $[0, M]^{\delta_t} = [0, M]$ donc $|\zeta_t^n([0, M]) - \zeta_t([0, M])| \leq \delta_t$. D'autre part, $|\zeta_t^n([0, M]) - \zeta_t([0, M])| = |\langle \zeta_t^n - \zeta_t, 1 \rangle|$, donc finalement nous obtenons :

$$|\Psi_t(\zeta^n) - \Psi_t(\zeta)| \leq C \sup_{0 \leq t \leq T} d_{\text{PR}}(\zeta_t^n, \zeta_t)$$

qui tend vers 0. □

Sous-étape 3.3 : Convergence en loi de $\Psi_t(\bar{\nu}^{n'})$ vers $\Psi_t(\tilde{\nu})$.

La suite $(\bar{\nu}^{n'})_{n'}$ converge en loi vers $\tilde{\nu}$ et $\tilde{\nu}(\omega) \in \mathcal{C}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$; de plus l'application Ψ_t est continue en tout point de $\mathcal{C}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$, donc d'après le théorème de continuité ("continuous mapping theorem") par exemple démontré par Billingsley [7,

Théorème 2.7 page 21] :

$$\Psi_t(\bar{\nu}^{n'}) \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{\text{loi}} \Psi_t(\tilde{\nu}). \quad (3.16)$$

Sous-étape 3.4 : $\tilde{\nu} = \xi$ p.s.

D'après (3.3), pour tout $n \geq 0$:

$$\Psi_t(\bar{\nu}^n) = Z_t^{f,n}$$

où $Z_t^{f,n}$ est défini par (3.4). De plus, (3.5) et le Lemme 3.2.2 donnent :

$$\mathbb{E}(|Z_t^{f,n}|^2) = \mathbb{E}\langle Z_t^{f,n} \rangle_t \leq \frac{1}{n} (9\bar{b} + D) \|f\|_\infty^2 C_{t,1} t.$$

Ainsi $\Psi_t(\bar{\nu}^n)$ converge vers 0 dans L^2 donc également dans L^1 . Par ailleurs, on montre facilement que :

$$|\Psi_t(\zeta)| \leq C_{f,t} \sup_{0 \leq u \leq t} \langle \zeta_u, 1 \rangle$$

où $C_{f,t}$ est une constante dépendant de f et t . Ainsi, d'après le Lemme 3.2.2, $(\Psi_t(\bar{\nu}^{n'}))_{n'}$ est uniformément intégrable. La convergence de $(\Psi_t(\bar{\nu}^{n'}))_{n'}$ vers 0 dans L^1 , le théorème de convergence dominée de Lebesgue et (3.16) impliquent :

$$0 = \lim_{n' \rightarrow \infty} \mathbb{E}|\Psi_t(\bar{\nu}^{n'})| = \mathbb{E}|\Psi_t(\tilde{\nu})|.$$

Donc $\Psi_t(\tilde{\nu}) = 0$ p.s. et $\tilde{\nu}$ est p.s. égal à ξ où (S, ξ) est l'unique solution de (3.7)-(3.8).

Nous obtenons finalement la convergence en loi de $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ vers $\tilde{\nu}$, où $\tilde{\nu} = \xi$ p.s. c'est-à-dire convergence en loi de $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ vers ξ .

Étape 4 : Convergence de $(S^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$

Soient $\zeta \in \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ et S_t^ζ défini par (3.13). Pour tout $t > 0$, S_t^ζ est entièrement déterminé par $(\zeta_u)_{u \in [0, t]}$, il existe donc une fonction $\phi_t : \mathbb{D}([0, t], \mathcal{M}_F([0, M])) \rightarrow \mathbb{R}^+$ telle que :

$$S_t^\zeta = \phi_t(\zeta).$$

Soit $(\zeta^n)_{n \in \mathbb{N}}$ une suite de $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ convergeant vers ζ au sens de la topologie de Skorohod. D'après (3.15) :

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow \infty} |\phi_t(\zeta^n) - \phi_t(\zeta)| &= \lim_{n \rightarrow \infty} |S_t^{\zeta^n} - S_t^\zeta| \\ &\leq C \lim_{n \rightarrow \infty} \int_0^t |\langle \zeta_u^n - \zeta_u, 1 \rangle| du = 0. \end{aligned}$$

La fonction ϕ_t est donc continue.

Comme la suite $((\bar{\nu}_u^n)_{u \in [0, t]})_{n \in \mathbb{N}^*}$ converge en loi vers $(\xi_u)_{u \in [0, t]}$, on obtient alors, pour toute fonction $F \in \mathcal{C}_b(\mathbb{R}^+)$:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}(F(S_t^n)) = \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}(F(\phi_t(\bar{\nu}^n))) = \mathbb{E}(F(\phi_t(\xi))).$$

De plus, par définition de ϕ_t , $S_t = \phi_t(\xi)$. Ainsi, la suite $(S^n, \bar{\nu}^n) = (\phi(\bar{\nu}^n), \bar{\nu}^n)$ converge en loi dans $\mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) \times \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F([0, M]))$ vers $(\phi(\xi), \xi) = (S, \xi)$.

Cette dernière étape clôt la démonstration du Théorème 3.3.1.

3.4 Existence d'une densité pour le modèle intégré-différentiel

Les résultats présentés précédemment sur la classe de fonctions $f \in C^1([0, M])$ se généralisent facilement à des fonctions dépendantes du temps :

Proposition 3.4.1. *La solution $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$ de (3.7)-(3.8) est solution de :*

$$S_t = S_0 + \int_0^t \left[D(\mathbf{s}_{\text{in}} - S_u) - \frac{k}{V} \int_0^M g(S_u, x) \xi_u(dx) \right] du, \quad (3.17)$$

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, f_t \rangle &= \langle \xi_0, f_0 \rangle + \int_0^t \left[\int_0^M (g(S_u, x) \partial_x f_u(x) + \partial_u f_u(x)) \xi_u(dx) \right. \\ &\quad + \int_0^M \int_0^1 b(S_u, x) [f_u(\alpha x) + f_u((1 - \alpha)x) - f_u(x)] Q(d\alpha) \xi_u(dx) \\ &\quad \left. - D \int_0^M f_u(x) \xi_u(dx) \right] du, \end{aligned} \quad (3.18)$$

pour tout $f \in C^{1,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M]) : (t, x) \mapsto f_t(x)$.

Proposition 3.4.2. *Nous supposons les Hypothèses 2.4.1, (2.18) et (3.6) vérifiées. On considère la solution $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$ du système d'équations (3.7)-(3.8). Pour tout $(t_0, t, x) \in \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \times [0, M]$ on définit le flot associé à la croissance dans l'environnement variable*

$(S_t)_{t \geq 0}$, où l'application $t \mapsto S_t$ est supposée continue :

$$A(t_0, t, x) = x + \int_{t_0}^t g(S_u, A(t_0, u, x)) du. \quad (3.19)$$

Alors :

- (i) Soient $x \in]0, M[$ et $t_0 \geq 0$ fixés. L'application $t \mapsto A(t_0, t, x)$ définit un C^1 -difféomorphisme de \mathbb{R}^+ dans $]0, M[$.
- (ii) Soient $x \in]0, M[$ et $t \geq 0$ fixés. L'application $t_0 \mapsto A(t_0, t, x)$ définit un C^1 -difféomorphisme de \mathbb{R}^+ dans $]0, M[$.
- (iii) Soient $t_0, t \geq 0$ fixés. L'application $x \mapsto A(t_0, t, x)$ définit un C^1 -difféomorphisme de $]0, M[$ dans $]0, M[$.
- (iv) A vérifie :

$$\partial_{t_0} A(t_0, t, x) + g(S_{t_0}, x) \partial_x A(t_0, t, x) = 0.$$

Démonstration. Pour tout $S \in \mathbb{R}_+$, la fonction $x \mapsto g(S, x)$ étant continue, elle est localement lipschitzienne en la variable x . D'après le Théorème de Cauchy-Lipschitz [63], la solution de (3.19) existe et est unique.

- (i) Soient $x \in]0, M[$ et $t_0 \geq 0$ fixés. Par hypothèse $g(S, x) > 0$ pour tout $S > 0$ et $x \in]0, M[$. L'application $t \mapsto A(t_0, t, x)$ est donc strictement croissante. De plus, elle est de classe $C^1(\mathbb{R}^+)$ car $g \in C^{0,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$. D'après le Théorème de caractérisation des C^1 -difféomorphismes, elle définit donc un C^1 -difféomorphisme de \mathbb{R}^+ dans $]0, M[$.
- (ii) Soient $x \in]0, M[$ et $t \geq 0$ fixés. Par les mêmes arguments que précédemment, l'application $t_0 \mapsto A(t_0, t, x)$ est strictement décroissante et définit un C^1 -difféomorphisme de \mathbb{R}^+ dans $]0, M[$.
- (iii) Soient $t_0, t \geq 0$ fixés. L'application $x \mapsto A(t_0, t, x)$ est de classe $C^1(]0, M[)$ car $g \in C^{0,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$. Elle admet pour fonction inverse la fonction $x \mapsto A(t, t_0, x)$ également de classe $C^1(]0, M[)$. L'application $x \mapsto A(t_0, t, x)$ définit donc un C^1 -difféomorphisme de $]0, M[$ dans $]0, M[$.
- (iv) Soient $u_0, u_1, u_2 \geq 0$. En dérivant la relation

$$A(u_0, u_2, x) = A(u_1, u_2, A(u_0, u_1, x))$$

par rapport à la variable u_1 , on obtient :

$$\begin{aligned} 0 &= \partial_{t_0} A(u_1, u_2, A(u_0, u_1, x)) + \partial_{t_1} A(u_0, u_1, x) \partial_x A(u_1, u_2, A(u_0, u_1, x)) \\ &= \partial_{t_0} A(u_1, u_2, A(u_0, u_1, x)) + g(S_{u_0}, A(u_0, u_1, x)) \partial_x A(u_1, u_2, A(u_0, u_1, x)). \end{aligned}$$

On obtient finalement le résultat pour $u_1 = u_0$.

□

Proposition 3.4.3. *Nous supposons les Hypothèses 2.4.1, (2.18) et (3.6) vérifiées. Soit $(S_t, \xi_t)_{t \geq 0}$ la solution du système d'équations (3.7)-(3.8). Si ξ_0 admet une densité r_0 par rapport à la mesure de Lebesgue, alors pour tout $t \geq 0$, ξ_t admet une densité r_t par rapport à la mesure de Lebesgue :*

$$\xi_t(dx) = r_t(x) dx.$$

Démonstration. Soient ϕ une fonction positive de $C^1([0, M])$ et $t \geq 0$. Par la Proposition 3.4.1 appliquée à $f_u(x) = \phi(A(u, t, x))$ et le point (iv) de la Proposition 3.4.2, on obtient :

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, \phi \rangle &\leq \int_0^M \phi(A(0, t, x)) \xi_0(dx) \\ &\quad + 2 \int_0^t \int_0^M b(S_u, x) \int_0^1 \phi(A(u, t, \alpha x)) Q(d\alpha) \xi_u(dx) du. \end{aligned} \quad (3.20)$$

D'après la Proposition 3.4.2, l'application $x \rightarrow A(0, t, x)$ définit un C^1 -difféomorphisme de $]0, M[$ dans $]0, M[$. On note $A_t^{-1} : x \mapsto A_t^{-1}(x)$ son application inverse.

Par hypothèse, ξ_0 admet une densité : $\xi_0(dx) = r_0(x) dx$. En utilisant un changement de variable, on obtient alors :

$$\begin{aligned} \int_0^M \phi(A(0, t, x)) \xi_0(dx) &= \int_0^M \phi(A(0, t, x)) r_0(x) dx \\ &= \int_0^M \phi(y) r_0(A_t^{-1}(y)) \partial_y A_t^{-1}(y) dy. \end{aligned}$$

Soit $x \in]0, M[$ fixé. D'après la Proposition 3.4.2, l'application $u \mapsto A(u, t, x)$ définit un C^1 -difféomorphisme de \mathbb{R}^+ dans $]0, M[$. On note $\tilde{A}_{t,x}^{-1}(y)$ son application inverse. Par le changement de variable $y = A(u, t, \alpha x)$ (i.e. $u = \tilde{A}_{t,\alpha x}^{-1}(y)$), le second terme de (3.20) devient :

$$\begin{aligned} &\int_0^t \int_0^M b(S_u, x) \int_0^1 \phi(A(u, t, \alpha x)) Q(d\alpha) \xi_u(dx) du \\ &= - \int_0^M \int_0^1 \int_{A_t^{-1}(y)/\alpha}^{y/\alpha} b(S_{\tilde{A}_{t,\alpha x}^{-1}(y)}, x) \partial_y \tilde{A}_{t,\alpha x}^{-1}(y) \xi_{\tilde{A}_{t,\alpha x}^{-1}(y)}(dx) Q(d\alpha) \phi(y) dy \end{aligned}$$

où $\partial_y \tilde{A}_{t,x}^{-1}(y) = -1/g(S_{\tilde{A}_{t,x}^{-1}(y)}, y) \leq 0$.

Ainsi :

$$\langle \xi_t, \phi \rangle \leq \int_0^M \phi(y) \Psi(t, y) dy$$

où Ψ est la fonction positive définie par :

$$\begin{aligned} \Psi(t, y) = & r_0 \left(A_t^{-1}(y) \right) \partial_y A_t^{-1}(y) \\ & - 2 \int_0^1 \int_{A_t^{-1}(y)/\alpha}^{y/\alpha} b(S_{\tilde{A}_{t,\alpha}^{-1}(y)}, x) \partial_y \tilde{A}_{t,\alpha}^{-1}(y) \xi_{\tilde{A}_{t,\alpha}^{-1}(y)}(dx) Q(d\alpha). \end{aligned}$$

La quantité $\int_0^M \phi(y) \Psi(t, y) dy$ est égale au terme de droite de (3.20). De plus d'après (3.9), $(\langle \xi_u, 1 \rangle)_{u \leq t}$ est uniformément intégrable, ainsi :

$$\int_0^M \Psi(t, y) dy \leq \langle \xi_0, 1 \rangle + 2\bar{b} \int_0^t \langle \xi_u, 1 \rangle du < \infty$$

la fonction Ψ est donc intégrable.

Soit $\varphi = 1_B$ où B est un ensemble borélien négligeable de $[0, M]$. Pour tout $t \geq 0$, l'ensemble $C^1([0, M])$ est dense dans $L^1([0, M], \xi_t)$ [60, page 69]. Or, ξ_t étant une mesure finie, $L^\infty([0, M], \xi_t) \subset L^1([0, M], \xi_t)$. Il existe donc une suite $(\phi_n)_n$ uniformément bornée de $C^1([0, M])$ telle que :

$$\langle \xi_t, \varphi \rangle = \lim_{n \rightarrow \infty} \langle \xi_t, \phi_n \rangle \leq \lim_{n \rightarrow \infty} \int_0^M \phi_n(y) \Psi(t, y) dy.$$

Or, Ψ étant positive, intégrable et $(\phi_n)_n$ uniformément bornée :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int_0^M \phi_n(y) \Psi(t, y) dy = \int_0^M \varphi(y) \Psi(t, y) dy = 0.$$

On en déduit donc que ξ_t admet une densité pour tout $t \geq 0$. □

Chapitre 4

Dynamiques adaptatives de populations bactériennes dans le chemostat

Dans ce chapitre nous nous intéressons à des modèles de dynamique adaptative du chemostat. La théorie des dynamiques adaptatives est une branche relativement récente de la théorie de l'évolution. Elle a été établie notamment par Hofbauer et Sigmund [35], Metz *et al.* [48, 47].

Des modèles de dynamiques adaptatives du chemostat ont été proposés pour des populations structurées en trait dans un contexte déterministe par Doebeli [19] et Mirrahimi *et al.* [51] et dans un contexte probabiliste par Champagnat *et al.* [12]. Nous nous intéressons ici à des populations structurées en trait et en masse. Des modèles de dynamiques adaptatives ont déjà été proposés pour des modèles structurés en trait et en âge par Tran [64].

Dans les modèles présentés dans ce chapitre, nous supposerons que la population initiale est monomorphique, c'est-à-dire que tous les individus possèdent le même trait. Nous appellerons cette population la *population résidente*. Lors de l'occurrence d'une mutation, un nouveau trait apparaît, les individus possédant ce trait constitueront la *population mutante*.

Nous étudions tout d'abord le modèle individu-centré décrit à la Section 2.4, pour lequel nous ajoutons un mécanisme de mutation lors de la division bactérienne. Nous nous plaçons sous les hypothèses suivantes :

Mutations rares : Les mutations sont supposées rares, de sorte que la population résidente atteint un voisinage de son équilibre avant l'occurrence

d'une mutation.

Population résidente de taille grande : La population résidente sera ainsi approchée par une équation déterministe.

Ainsi la population résidente et la concentration en substrat seront représentées par le système intégro-différentiel limite obtenu au Théorème 3.3.1. Nous supposons que ce système admet un équilibre et qu'il est atteint avant l'occurrence d'une mutation (hypothèse de mutations rares). La population mutante évoluera donc, au voisinage de son temps d'apparition et aussi longtemps qu'elle restera en faible effectif, dans un milieu supposé constant (l'effet de la population mutante sur l'équilibre de la population résidente étant négligeable tant que le nombre d'individus mutants est faible). Elle pourra alors être décrite par un modèle individu-centré de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant. Ainsi, comme dans le modèle initial l'interaction entre les individus ne se faisait qu'au travers de la consommation du substrat, ce nouveau modèle sera plus simple. Ces techniques d'approximation de modèles ont été justifiées, par exemple, dans Champagnat [10] et Méléard et Tran [46].

Nous décrivons ensuite à la Section 4.2 le modèle intégro-différentiel associé au modèle individu-centré avec mutations. Nous nous plaçons également sous l'hypothèse de mutations rares, de sorte que la population résidente atteigne son équilibre avant l'occurrence de la mutation. La population mutante pourra alors être modélisée par un modèle intégro-différentiel de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant.

Pour les deux modèles, individu-centré et intégro-différentiel, nous définissons la **fitness** associée à la population mutante, c'est-à-dire la valeur sélective donnant la possibilité d'invasion de la population mutante. Pour le modèle individu-centré, elle sera définie comme étant la probabilité de survie de la population mutante dans le milieu à l'équilibre de la population résidente. Pour le modèle intégro-différentiel, elle sera représentée par le taux de croissance de la population mutante dans le milieu à l'équilibre de la population résidente.

Nous comparons ensuite à la Section 4.3 les deux approches, probabiliste et déterministe, présentées précédemment. Notamment, nous démontrons que ces deux modèles mènent bien au même critère de possibilité d'invasion de la population mutante dans la population résidente.

Enfin, à la Section 4.4, nous donnons un résultat de monotonie de la probabilité d'extinction de la population mutante en fonction de la concentration en substrat à l'équilibre de la population résidente.

4.1 Deux modèles individu-centrés

4.1.1 Chemostat avec mutations

Nous considérons un modèle individu-centré de chemostat, structuré en trait et en masse. Chaque individu est caractérisé par un trait $c \in \mathcal{C}$, où \mathcal{C} est un sous-ensemble de \mathbb{R}^d , $d \geq 1$ et par sa masse $x \in [0, M]$. On représentera un individu par le couple $(c, x) \in \mathcal{C} \times [0, M]$.

La population, renormalisée par le paramètre $n \in \mathbb{N}^*$, où n est le nombre d'individus à l'instant initial sera notée :

$$\bar{\nu}_t^n(\mathrm{d}c, \mathrm{d}x) \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N_t^n} \delta_{(C_t^i, X_t^i)}(\mathrm{d}c, \mathrm{d}x) \quad (4.1)$$

où N_t^n est le nombre d'individus présents dans le chemostat au temps t . La concentration en substrat au temps t sera notée S_t^n .

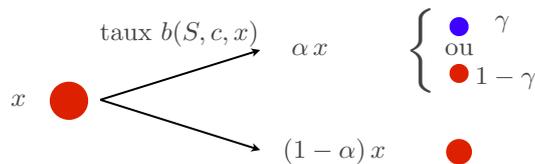
On note $\mathcal{M}_F(\mathcal{C} \times [0, M])$ l'ensemble des mesures finies sur $\mathcal{C} \times [0, M]$ munie de la topologie de la convergence étroite, $\mathcal{M}_P(\mathcal{C} \times [0, M])$ le sous-ensemble des mesures ponctuelles sur $\mathcal{C} \times [0, M]$ et enfin :

$$\mathcal{M}_P^n(\mathcal{C} \times [0, M]) \stackrel{\text{déf}}{=} \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^N \delta_{(c^i, x^i)} ; N \in \mathbb{N}, c^i \in \mathcal{C}, x^i \in [0, M] \right\}$$

où par convention $\sum_{i \in \emptyset} \delta_{(c^i, x^i)}$ est la mesure nulle.

La dynamique du modèle considéré comprend les composantes suivantes :

- (i) **Division/mutation** : un individu (c, x) se divise, au taux $b(S, c, x)$, en deux individus de masses αx et $(1 - \alpha)x$, où la proportion α est distribuée selon un noyau de probabilité $Q(c, \mathrm{d}\alpha) = q(c, \alpha) \mathrm{d}\alpha$ et S est la concentration en substrat dans le chemostat.
- Avec probabilité $\gamma \in [0, 1]$, la bactérie fille αx est une bactérie mutante, de trait $c + h \in \mathcal{C}$, où h est distribué suivant un noyau de probabilité $\kappa(c, h) \mathrm{d}h$ et la bactérie fille $(1 - \alpha)x$ a le même trait c que la bactérie mère.
 - Avec probabilité $1 - \gamma$, les deux bactéries filles possèdent le même trait c que leur parent.



- (ii) **Soutirage** : un individu (c, x) est soutiré du chemostat au taux D , où D est le taux de dilution du chemostat.
- (iii) **Croissance** : entre les instants de division et de soutirage, les individus croissent en masse à vitesse $g(S, c, x)$, où S est la concentration en substrat dans le chemostat :

$$\frac{d}{dt}X_t^i = g(S_t^n, C_t^i, X_t^i), \quad i = 1, \dots, N_t^n. \quad (4.2)$$

- (iv) **Substrat** : la dynamique du substrat est donnée par l'équation suivante :

$$\frac{d}{dt}S_t^n = D(s_{\text{in}} - S_t^n) - \frac{k}{V} \int_{\mathcal{C} \times [0, M]} g(S_t^n, c, x) \bar{\nu}_t^n(dc, dx). \quad (4.3)$$

Afin de préciser la numérotation des individus dans (4.1) nous supposons que lorsque un individu i dans une population de taille N se divise, l'un des descendants conserve le numero i de la cellule initiale et l'autre descendant prend le numéro $N + 1$. Lorsqu'une cellule i est soutirée dans une population de taille N , la population est renumérotée $j \leftarrow j$ pour $j < i$ et $j \leftarrow j - 1$ pour $i \leq j \leq N$.

Hypothèses 4.1.1. *Le noyau q est supposé symétrique par rapport à $1/2$ pour tout $c \in \mathcal{C}$:*

$$q(c, \alpha) = q(c, 1 - \alpha), \quad \forall \alpha \in [0, 1].$$

On suppose qu'il existe une fonction $\bar{q} : [0, 1] \rightarrow \mathbb{R}$ telle que pour tout $c \in \mathcal{C}$:

$$q(c, \alpha) \leq \bar{q}(\alpha) \quad \text{et} \quad \int_0^1 \bar{q}(\alpha) < \infty.$$

Afin d'assurer que le trait d'un mutant appartient bien à l'ensemble des traits \mathcal{C} , la fonction κ est supposée telle que $\kappa(c, h) = 0$ si $c + h \notin \mathcal{C}$. De plus, on suppose qu'il existe une fonction $\bar{\kappa} : \mathcal{C} \rightarrow \mathbb{R}$ telle que pour tout $c \in \mathcal{C}$:

$$\kappa(c, h) \leq \bar{\kappa}(h) \quad \text{et} \quad \int_{\mathcal{C}} \bar{\kappa}(h) dh < \infty.$$

Afin d'assurer l'existence et l'unicité des solutions des Équations (4.2) et (4.3) nous faisons les hypothèses suivantes :

Hypothèses 4.1.2. *Les fonctions g et b sont lipschitziennes en s uniformément en (c, x) : il existe une constante $C_{ste} > 0$ telle que*

$$|g(s_1, c, x) - g(s_2, c, x)| + |b(s_1, c, x) - b(s_2, c, x)| \leq C_{ste} |s_1 - s_2|$$

pour tous $s_1, s_2 \geq 0$, $c \in \mathcal{C}$ et $x \in [0, M]$. Nous supposons de plus qu'il existe $\bar{g} > 0$ et $\bar{b} > 0$ tels que pour tous $(s, c, x) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{C} \times [0, M]$:

$$\begin{aligned} 0 &\leq g(s, c, x) \leq \bar{g}, \\ 0 &\leq b(s, c, x) \leq \bar{b}. \end{aligned}$$

Enfin, en l'absence de substrat, une bactérie ne peut pas croître et une bactérie a une masse maximale M , c'est-à-dire :

$$\begin{aligned} g(0, c, x) &= 0, \\ g(s, c, M) &= 0 \end{aligned}$$

pour tout $(s, c, x) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{C} \times [0, M]$.

Afin d'alléger les notations, l'indice n ne sera parfois pas mentionné sur le processus $(S_t^n, \bar{\nu}_t^n)_{t \geq 0}$ et ses composantes ainsi que sur son générateur infinitésimal \mathcal{L} et son flot de croissance \mathcal{A}_t que nous définissons maintenant.

Flot de croissance

Pour tout $t \geq 0$, on définit :

$$\mathcal{A}_t : \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P^n(\mathcal{C} \times [0, M]) \ni (s, \bar{\nu}) \longrightarrow \mathcal{A}_t(s, \bar{\nu}) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P^n(\mathcal{C} \times [0, M])$$

le flot de croissance associé au système d'équations (4.2)–(4.3) entre chaque évènement discret (division ou soutirage), i.e :

$$\mathcal{A}_t(s, \bar{\nu}) \stackrel{\text{déf}}{=} \left(A_t^0(s, \bar{\nu}), \frac{1}{n} \sum_{i=1}^N \delta_{(c^i, A_t^i(s, \bar{\nu}))} \right)$$

défini pour tous $s \geq 0$ et $\bar{\nu} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^N \delta_{(c^i, x^i)} \in \mathcal{M}_P^n(\mathcal{C} \times [0, M])$, où $A_t^0(s, \bar{\nu})$ et $(A_t^i(s, \bar{\nu}))$; $i = 1, \dots, N$) sont les solutions couplées de (4.2)–(4.3) en tout temps t avec la condition initiale $(s, \bar{\nu})$, c'est-à-dire :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} A_t^0(s, \bar{\nu}) &= D(s_{\text{in}} - A_t^0(s, \bar{\nu})) - \frac{k}{nV} \sum_{i=1}^N g(A_t^0(s, \bar{\nu}), c^i, A_t^i(s, \bar{\nu})), & A_0^0(s, \bar{\nu}) &= s, \\ \frac{d}{dt} A_t^i(s, \bar{\nu}) &= g(A_t^0(s, \bar{\nu}), c^i, A_t^i(s, \bar{\nu})), & A_0^i(s, \bar{\nu}) &= x^i \end{aligned}$$

pour $i = 1, \dots, N$.

On introduit les trois mesures aléatoires de Poisson indépendantes $\mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta)$ définie sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^* \times [0, 1] \times [0, 1]$, $\mathcal{N}_2(du, dj, d\alpha, dh, d\theta)$ définie sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^* \times [0, 1] \times \mathcal{C} \times [0, 1]$ et $\mathcal{N}_3(du, dj)$ définie sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^*$ de mesures d'intensité respectives :

$$\begin{aligned} n_1(du, dj, d\alpha, d\theta) &\stackrel{\text{déf}}{=} (1 - \gamma) \bar{b} du \left(\sum_{\ell \geq 1} \delta_\ell(dj) \right) \bar{q}(\alpha) d\alpha d\theta, \\ n_2(du, dj, d\alpha, dh, d\theta) &\stackrel{\text{déf}}{=} \gamma \bar{b} du \left(\sum_{\ell \geq 1} \delta_\ell(dj) \right) \bar{q}(\alpha) \bar{\kappa}(h) d\alpha dh d\theta, \\ n_3(du, dj) &\stackrel{\text{déf}}{=} D du \left(\sum_{\ell \geq 1} \delta_\ell(dj) \right) \end{aligned}$$

caractérisant les instants de sauts (division sans ou avec mutation et soutirage) de la population.

L'équation (2.22) donnée pour le modèle sans mutation, se généralise au modèle avec mutations. Ainsi pour toute fonction Φ définie sur $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_P^n(\mathcal{C} \times [0, M])$, on a :

$$\begin{aligned} \Phi(S_t, \bar{\nu}_t) &= \Phi(\mathcal{A}_t(S_0, \bar{\nu}_0)) \\ &+ \iiint\limits_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} 1_{\{\theta \leq b(S_u, C_{u^-}^j, X_{u^-}^j) q(C_{u^-}^j, \alpha) / (\bar{b} \bar{q}(\alpha))\}} \\ &\quad \left[\Phi(\mathcal{A}_{t-u}(S_u, \bar{\nu}_{u^-} - \frac{1}{n} \delta_{(C_{u^-}^j, X_{u^-}^j)} + \frac{1}{n} \delta_{(C_{u^-}^j, \alpha) X_{u^-}^j} + \frac{1}{n} \delta_{(C_{u^-}^j, (1-\alpha) X_{u^-}^j})) \right. \\ &\quad \left. - \Phi(\mathcal{A}_{t-u}(S_u, \bar{\nu}_{u^-})) \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &+ \iiint\limits_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} 1_{\{\theta \leq b(S_u, C_{u^-}^j, X_{u^-}^j) q(C_{u^-}^j, \alpha) \kappa(C_{u^-}^j, h) / (\bar{b} \bar{q}(\alpha) \bar{\kappa}(h))\}} \\ &\quad \left[\Phi(\mathcal{A}_{t-u}(S_u, \bar{\nu}_{u^-} - \frac{1}{n} \delta_{(C_{u^-}^j, X_{u^-}^j)} + \frac{1}{n} \delta_{(C_{u^-}^j + h, \alpha) X_{u^-}^j} + \frac{1}{n} \delta_{(C_{u^-}^j, (1-\alpha) X_{u^-}^j})) \right. \\ &\quad \left. - \Phi(\mathcal{A}_{t-u}(S_u, \bar{\nu}_{u^-})) \right] \mathcal{N}_2(du, dj, d\alpha, dh, d\theta) \\ &+ \iint\limits_{[0, t] \times \mathbb{N}^*} 1_{\{j \leq N_{u^-}\}} \left[\Phi(\mathcal{A}_{t-u}(S_u, \bar{\nu}_{u^-} - \frac{1}{n} \delta_{(C_{u^-}^j, X_{u^-}^j)}) - \Phi(\mathcal{A}_{t-u}(S_u, \bar{\nu}_{u^-})) \right] \mathcal{N}_3(du, dj). \end{aligned} \tag{4.4}$$

En suivant la démarche utilisée pour la démonstration du Théorème 2.4.8, on peut montrer que le processus $(S_t^n, \bar{\nu}_t^n)$ est un processus markovien de générateur infinitésimal

défini par :

$$\begin{aligned}
\mathcal{L}^n \Phi(s, \bar{\nu}) &\stackrel{\text{déf}}{=} \left(D(\mathbf{s}_{\text{in}} - s) - \frac{k}{V} \langle g(s, \cdot), \bar{\nu} \rangle \right) \partial_s F(s, \langle \bar{\nu}, f \rangle) + \langle \bar{\nu}, g(s, \cdot) \partial_x f \rangle \partial_x F(s, \langle \bar{\nu}, f \rangle) \\
&+ n \int_{\mathcal{C} \times [0, M]} b(s, c, x) (1 - \gamma) \int_0^1 \left[F(s, \langle \bar{\nu} - \frac{1}{n} \delta_{(c, x)} + \frac{1}{n} \delta_{(c, \alpha x)} + \frac{1}{n} \delta_{(c, (1-\alpha)x)}, f \rangle) \right. \\
&\quad \left. - F(s, \langle \bar{\nu}, f \rangle) \right] q(c, \alpha) d\alpha \bar{\nu}(dc, dx) \\
&+ n \int_{\mathcal{C} \times [0, M]} b(s, c, x) \gamma \int_{\mathcal{C}} \int_0^1 \left[F(s, \langle \bar{\nu} - \frac{1}{n} \delta_{(c, x)} + \frac{1}{n} \delta_{(c+h, \alpha x)} + \frac{1}{n} \delta_{(c, (1-\alpha)x)}, f \rangle) \right. \\
&\quad \left. - F(s, \langle \bar{\nu}, f \rangle) \right] q(c, \alpha) d\alpha \kappa(c, h) dh \bar{\nu}(dc, dx) \\
&+ D n \int_{\mathcal{C} \times [0, M]} \left[F(s, \langle \bar{\nu} - \frac{1}{n} \delta_{(c, x)}, f \rangle) - F(s, \langle \bar{\nu}, f \rangle) \right] \bar{\nu}(dc, dx) \quad (4.5)
\end{aligned}$$

pour toute fonction test de la forme :

$$\Phi(s, \bar{\nu}) = F(s, \langle \bar{\nu}, f \rangle)$$

avec $F \in C_b^{1,1}(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R})$ et $f \in C^{0,1}(\mathcal{C} \times [0, M])$.

Hypothèses 4.1.3 (Loi initiale). *Nous supposons qu'à l'état initial $t = 0$, la population est monomorphique, c'est-à-dire que tous les individus ont le même trait déterministe $c_0 \in \mathcal{C}$. La population initiale est donc de la forme :*

$$\bar{\nu}_0^n(dc, dx) = \delta_{c_0}(dc) w_0^n(c_0, dx)$$

où $w_0^n(c_0, dx) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \delta_{(c_0, x_i^i)}(c_0, dx)$.

Nous supposons de plus que $w_0^n(c_0, dx) \in \mathcal{M}_F([0, M])$ et que $\bar{\nu}_0^n(dc, dx)$ converge en loi dans $\mathcal{M}_F(\mathcal{C} \times [0, M])$ vers :

$$\xi_0(dc, dx) = \delta_{c_0}(dc) w_0(c_0, x) dx \quad (4.6)$$

où $w_0(c_0, x)$ est déterministe.

D'autre part, nous supposons que pour tout $c_0 \in \mathcal{C}$ la condition de moment suivante est vérifiée :

$$\sup_{n \in \mathbb{N}^*} \mathbb{E}(\langle w_0^n(c_0, \cdot), 1 \rangle^2) < \infty. \quad (4.7)$$

En l'absence de mutations le trait c reste constant, donc d'après le Théorème 3.3.1, on a le résultat suivant :

Proposition 4.1.4. *En l'absence de mutation, i.e. $\gamma = 0$, et sous les Hypothèses 4.1.1,*

4.1.2 et 4.1.3,

$$(S^n, \bar{\nu}^n) \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{loi} (S, \xi)$$

dans $\mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) \times \mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F(\mathcal{C} \times [0, M]))$ où $(S, \xi) \in \mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) \times \mathcal{C}([0, T], \mathcal{M}_F(\mathcal{C} \times [0, M]))$ est tel que pour tout $t > 0$:

$$\xi_t(\mathrm{dc}, \mathrm{dx}) = \delta_{c_0}(\mathrm{dc}) w_t(c_0, x) \mathrm{d}x$$

et $(S_t, w_t(c_0, x) \mathrm{d}x)$ est l'unique solution faible de l'équation suivante :

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} \tilde{S}_t = D(s_{\mathrm{in}} - \tilde{S}_t) - \frac{k}{V} \int_0^M g(\tilde{S}_t, c_0, x) r_t(c_0, x) \mathrm{d}x, \quad (4.8)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} r_t(c_0, x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(\tilde{S}_t, c_0, x) r_t(c_0, x)) + (b(\tilde{S}_t, c_0, x) + D) r_t(c_0, x) \\ = 2 \int_0^M \frac{b(\tilde{S}_t, c_0, z)}{z} q\left(c_0, \frac{x}{z}\right) r_t(c_0, z) \mathrm{d}z. \end{aligned} \quad (4.9)$$

au sens du Théorème 3.3.1.

Hypothèse 4.1.5. Nous supposons que le système d'équations (4.8)-(4.9), paramétré par c_0 admet une unique solution stationnaire stable non triviale $(S^*(c_0), r^*(c_0, \cdot))$ et que toute solution faible issue d'une condition initiale $\xi_0 \in \mathcal{M}_F(\mathcal{C} \times [0, M])$ non nulle de la forme (4.6) converge dans $\mathcal{M}_F(\mathcal{C} \times [0, M])$ vers $(S^*(c_0), \xi_{c_0}^*(\mathrm{dc}, \mathrm{dx}))$ lorsque $t \rightarrow \infty$ où :

$$\xi_{c_0}^*(\mathrm{dc}, \mathrm{dx}) \stackrel{\text{déf}}{=} \delta_{c_0}(\mathrm{dc}) r^*(c_0, x) \mathrm{d}x. \quad (4.10)$$

L'hypothèse précédente suppose que les paramètres du chemostat ne mènent pas au lessivage (c'est-à-dire à l'extinction) de la population résidente. L'existence de ce point de stabilité sera observé numériquement pour certains jeux de paramètres à la Section 5.1 (voir par exemple les Figures 5.3 et 5.5).

Nous supposons les Hypothèses 4.1.1, 4.1.2 et 4.1.3 satisfaites. La Proposition 4.1.4 nous donne un résultat de convergence, en grande population, du processus renormalisé vers une limite déterministe (S, ξ) , en l'absence de mutation. Nous supposons que le paramètre n est suffisamment grand de sorte que la population résidente soit approchée par sa limite déterministe (S, ξ) définie à la Proposition 4.1.4 avant l'occurrence de la première mutation.

Nous supposons de plus l'Hypothèse 4.1.5 satisfaite et nous nous plaçons sous l'hypothèse de mutations rares, de sorte que la population résidente atteigne un voisinage de son état d'équilibre $(S^*(c_0), \xi_{c_0}^*(\mathrm{dc}, \mathrm{dx}))$ avant l'occurrence d'une mutation.

Cette hypothèse de mutations rares est relative à la taille de la population résidente. Nous ne détaillerons pas dans cette thèse la dépendance de la probabilité de mutation γ

en la taille de population n et nous référons aux travaux de Champagnat [10] et Méléard et Tran [46] pour plus de précision.

Au voisinage de l'instant de la première mutation, le nombre d'individus de la population mutante, de trait c , est en quantité négligeable devant le nombre d'individus de la population résidente, de trait c_0 , supposé grand. Son effet sur l'équilibre $(S^*(c_0), \xi_{c_0}^*(dc, dx))$ de la population résidente est donc négligeable (voir Geritz *et al.* [27]). La population mutante peut donc, au voisinage de l'instant de mutation, être modélisée par le processus de croissance-fragmentation décrit par les mécanismes de division, soutirage et croissance (i)-(ii)-(iii) page 57, avec une concentration en substrat constante $S^*(c_0)$. Les mutations étant supposées rares, elles peuvent également être négligées au voisinage de l'instant de mutation.

Cette approche suppose que la population résidente reste dans un voisinage de son état d'équilibre et peut être justifiée par des estimées de grandes déviations. Nous ne traiterons pas ces estimées de grandes déviations dans cette thèse et nous nous référons aux travaux de Tran [65] et Méléard et Tran [46] qui justifient cette approche pour des modèles structurés en trait et en âge.

Immédiatement après l'instant de mutation, la modélisation de la dynamique de la population mutante peut donc se réduire au modèle de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant, i.e. à substrat constant, présenté à la section suivante.

4.1.2 Modèle de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant

Nous considérons maintenant la croissance d'un individu mutant de trait c au sein d'une population résidente de trait c_0 . Nous supposons cette dernière population stabilisée au sein du chemostat de telle sorte que la concentration en substrat $S^*(c_0)$ soit constante après l'instant de mutation, l'impact de la population mutante étant supposé négligeable tant qu'elle reste en faible effectif. Les paramètres $S^*(c_0)$ et c étant invariants dans ce modèle réduit, nous simplifions les notations de la manière suivante :

$$\begin{aligned} b(x) &\stackrel{\text{déf}}{=} b(S^*(c_0), c, x), \\ q(\alpha) &\stackrel{\text{déf}}{=} q(c, \alpha), \\ g(x) &\stackrel{\text{déf}}{=} g(S^*(c_0), c, x). \end{aligned}$$

La modélisation de la population mutante, au voisinage de l'instant de mutation se réduit au modèle suivant :

Description du modèle

On considère une population d'individus, caractérisés par leurs masses $x \in [0, M]$. Chaque individu est soumis aux mécanismes suivants :

- (i) **Division** : un individu de masse x se divise, au taux $b(x)$ en deux individus αx et $(1 - \alpha)x$, où la proportion α est distribuée selon le noyau de probabilité $q(\alpha) d\alpha$.
- (ii) **Soutirage** : un individu de masse x est soutiré du chemostat au taux D .
- (iii) **Croissance** : entre les instants de division et de soutirage, les individus croissent en masse à vitesse $g(x)$:

$$\frac{d}{dt}x_t = g(x_t). \quad (4.11)$$

La population au temps t est représentée par la mesure η_t suivante :

$$\eta_t(dx) \stackrel{\text{déf}}{=} \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}(dx) \quad (4.12)$$

où N_t représente le nombre d'individus dans la population et $(X_t^i, i = 1, \dots, N_t)$ sont les masses des N_t individus (ordonnés arbitrairement).

Nous supposons qu'au temps $t = 0$, la population ne contient qu'un seul individu, de masse x_0 :

$$\eta_0(dx) = \delta_{x_0}(dx).$$

Remarque 4.1.6. *Contrairement au modèle structuré en âge de Tran [65] et Méléard et Tran [46], pour lequel l'âge d'un individu à la naissance est connu et vaut 0, la masse d'un individu issu d'une division dépend de la masse de sa mère et du noyau de division q .*

Remarque 4.1.7. *Dans ce modèle, les individus n'interagissent pas entre eux, contrairement au modèle présenté à la section précédente dans lequel il y avait une compétition indirecte entre les individus par la consommation du substrat. Pour tout $t > 0$, les lignées engendrées par les individus $x_t^1, \dots, x_t^{N_t}$ sont donc indépendantes et ce processus peut être vu comme un processus de branchement multitype à temps continu, où les types sont les masses des individus.*

Nous faisons les hypothèses suivantes, dont certaines sont une réécriture des Hypothèses 4.1.1 et 4.1.2 pour le modèle réduit :

Hypothèses 4.1.8. • *Le noyau q est supposé symétrique par rapport à 1/2 :*

$$q(\alpha) = q(1 - \alpha), \quad \forall \alpha \in [0, 1].$$

- $g(0) = g(M) = 0$ et $g(x) > 0$ pour tout $x \in]0, M[$ (notons que cette hypothèse est mineure dans la mesure où l'on suppose en fait que g est régulière et non-uniformément nulle, alors M est l'infimum des $x > 0$ tels que $g(x) = 0$ que l'on suppose fini).
- Il existe $m_{\text{div}} \in [0, M[$ et $\bar{b} > 0$ tels que :

$$\begin{aligned} b(x) &= 0 \text{ pour } x \leq m_{\text{div}}, \\ 0 < b(x) < \bar{b} &\text{ pour } x \in]m_{\text{div}}, M]. \end{aligned}$$

Le processus $(\eta_t)_{t \geq 0}$ peut être défini à l'aide des mesures aléatoires de Poisson indépendantes $\mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta)$ et $\mathcal{N}_2(du, dj)$ définies sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^* \times [0, 1] \times [0, 1]$ et $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^*$, d'intensités respectives $n_1(du, dj, d\alpha, d\theta)$ et $n_2(du, dj)$ où

$$n_1(du, dj, d\alpha, d\theta) = \bar{b} du \left(\sum_{\ell \geq 1} \delta_\ell(dj) \right) q(d\alpha) d\alpha d\theta \quad (4.13)$$

$$n_2(du, dj) = D du \left(\sum_{\ell \geq 1} \delta_\ell(dj) \right). \quad (4.14)$$

On suppose que \mathcal{N}_1 , \mathcal{N}_2 et η_0 sont indépendants. On note $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ la filtration canonique engendrée par η_0 , \mathcal{N}_1 et \mathcal{N}_2 .

Le processus $(\eta_t)_{t \geq 0}$ est alors défini par :

$$\begin{aligned} \eta_t &= \delta_{A_t(x_0)} \\ &+ \iiint_{[0, t] \times \mathbb{N}^* \times [0, 1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u-}\}} \mathbf{1}_{\{\theta \leq b(X_{u-}^j)/\bar{b}\}} \left[-\delta_{A_{t-u}(X_{u-}^j)} + \delta_{A_{t-u}(\alpha X_{u-}^j)} \right. \\ &\quad \left. + \delta_{A_{t-u}((1-\alpha) X_{u-}^j)} \right] \mathcal{N}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &- \iint_{[0, t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u-}\}} \delta_{A_{t-u}(X_{u-}^j)} \mathcal{N}_2(du, dj) \end{aligned} \quad (4.15)$$

où A_t désigne le flot de croissance défini pour tous $t > 0$ et $x \in [0, M]$ par :

$$\frac{d}{dt} A_t(x) = g(A_t(x)), \quad A_0(x) = x. \quad (4.16)$$

On note $\tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, d\alpha, d\theta)$ et $\tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj, d\alpha, d\theta)$ les mesures de Poisson compensées associées aux mesures \mathcal{N}_1 et \mathcal{N}_2 :

$$\begin{aligned} \tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, dy, d\theta) &\stackrel{\text{déf}}{=} \mathcal{N}_1(du, dj, dy, d\theta) - n_1(du, dj, dy, d\theta), \\ \tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj) &\stackrel{\text{déf}}{=} \mathcal{N}_2(du, dj) - n_2(du, dj). \end{aligned}$$

En utilisant la formule d'Itô pour les intégrales stochastiques par rapport à des mesures aléatoires de Poisson, on peut montrer, en reprenant la démarche utilisée pour démontrer

la Proposition 2.4.3, la décomposition canonique de la semi-martingale suivante :

Proposition 4.1.9. *Soit $F \in C^1(\mathbb{R})$ et $f : (t, x) \rightarrow f_t(x) \in C^{1,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$. Pour tout $t > 0$:*

$$\begin{aligned}
F(\langle \eta_t, f_t \rangle) &= F(\langle \eta_0, f_0 \rangle) + \int_0^t [\langle \eta_u, g \partial_x f_u + \partial_u f_u \rangle F'(\langle \bar{\nu}_u, f_u \rangle)] du \\
&+ \int_0^t \int_0^M b(x) \int_0^1 [F(\langle \eta_u - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f_u \rangle) \\
&\quad - F(\langle \eta_u, f_u \rangle)] q(\alpha) d\alpha \eta_u(dx) du \\
&+ D \int_0^t \int_0^M [F(\langle \eta_u - \delta_x, f_u \rangle) - F(\langle \eta_u, f_u \rangle)] \eta_u(dx) du \\
&+ M_t^{1,F,f} + M_t^{2,F,f}
\end{aligned} \tag{4.17}$$

avec :

$$\begin{aligned}
M_t^{1,F,f} &= \iiint_{[0,t] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} \mathbf{1}_{\{\theta \leq b(X_{u^-}^j)/\bar{b}\}} [F(\langle \eta_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j} + \delta_{\alpha X_{u^-}^j} + \delta_{(1-\alpha)X_{u^-}^j}, f_u \rangle) \\
&\quad - F(\langle \eta_{u^-}, f_u \rangle)] \tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\
M_t^{2,F,f} &= \iint_{[0,t] \times \mathbb{N}^*} \mathbf{1}_{\{j \leq N_{u^-}\}} [F(\langle \eta_{u^-} - \delta_{X_{u^-}^j}, f_u \rangle) - F(\langle \eta_{u^-}, f_u \rangle)] \tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj).
\end{aligned}$$

D'après [40, page 62], on a le résultat suivant :

Proposition 4.1.10. *On a les propriétés de martingales suivantes :*

(i) *Si pour tout $t \geq 0$:*

$$\mathbb{E} \left(\int_0^t \int_0^M b(x) \int_0^1 [F(\langle \eta_u - \delta_x + \delta_{\alpha x} + \delta_{(1-\alpha)x}, f_u \rangle) - F(\langle \eta_u, f_u \rangle)] q(\alpha) d\alpha \eta_u(dx) du \right) < \infty$$

alors $(M_t^{1,F,f})_{t \geq 0}$ est une $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ -martingale.

(ii) *Si pour tout $t \geq 0$:*

$$\mathbb{E} \left(\int_0^t \int_0^M [F(\langle \eta_u - \delta_x, f_u \rangle) - F(\langle \eta_u, f_u \rangle)] \eta_u(dx) du \right) < \infty$$

alors $(M_t^{2,F,f})_{t \geq 0}$ est une $(\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}$ -martingale.

En suivant la démarche utilisée pour la démonstration du Lemme 2.4.5, on peut montrer le résultat suivant :

Lemme 4.1.11 (Contrôle de la taille de la population). *Pour tout $t \geq 0$ et $\ell \geq 1$:*

$$\mathbb{E} \left(\sup_{u \in [0, t]} \langle \eta_u, 1 \rangle^\ell \right) \leq C_{\ell, t}$$

où $C_{\ell, t} < \infty$ dépend de ℓ et de t .

Probabilité d'extinction

Nous nous intéressons à la probabilité de survie de la population. De manière équivalente, nous allons étudier la probabilité d'extinction de la population, avec laquelle il sera plus aisé de travailler.

Dans le cas structuré en âge étudié par Méléard et Tran [46], les individus d'une population de même trait sont identiques, d'âge 0, à la naissance. Cela permet de donner facilement une condition de survie de la population, puisque, par analogie avec les processus de Galton-Watson, le processus s'éteint presque sûrement si le nombre moyen de descendants d'un individu est inférieur à 1. Dans notre cas, les masses des individus issus d'une division sont différentes. La probabilité d'extinction de la population dépendra donc de la masse de l'individu initial et sera solution fonctionnelle d'une équation (voir la Proposition 4.1.13).

On note τ l'instant du premier évènement (division ou soutirage) de la population, alors au temps τ la population est définie par :

$$\eta_\tau \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{cases} 0 & \text{si soutirage,} \\ \delta_{X_1} + \delta_{X_2} & \text{si division} \end{cases}$$

où $X_1 = \alpha A_\tau(x_0)$ et $X_2 = (1 - \alpha) A_\tau(x_0)$ où la proportion α est distribuée suivant le noyau de probabilité $q(\alpha) d\alpha$.

Nous notons \mathbb{P}_{η_0} la probabilité sous la condition initiale η_0 .

Lemme 4.1.12. (i) *La probabilité qu'un individu de masse x_0 soit soutiré du chemostat avant de se diviser et avant un temps $t_0 > 0$ vaut :*

$$\mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\eta_\tau = 0; \tau \leq t_0) = \int_0^{t_0} D e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt.$$

(ii) *La probabilité qu'un individu de masse x_0 se divise avant d'être soutiré et avant un temps $t_0 > 0$ est*

$$\mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\eta_\tau \neq 0; \tau \leq t_0) = \int_0^{t_0} b(A_t(x_0)) e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt.$$

(iii) De plus, pour toute fonction bornée $f : [0, M]^2 \rightarrow \mathbb{R}$:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{\delta_{x_0}} \left[\mathbf{1}_{\{\eta_\tau \neq 0\}} \mathbf{1}_{\{\tau \leq t_0\}} f(X_1, X_2) \right] &= \int_0^{t_0} b(A_t(x_0)) e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} \\ &\quad \int_0^1 q(\alpha) f(\alpha A_t(x_0), (1-\alpha) A_t(x_0)) d\alpha dt. \end{aligned}$$

Démonstration. On définit T_d comme le premier instant de saut du processus :

$$t \mapsto \mathcal{N}_1([0, t], \{1\}, [0, 1], [0, b(A_t(x_0))/\bar{b}])$$

et T_s comme le premier instant de saut du processus :

$$t \mapsto \mathcal{N}_2([0, t], \{1\}).$$

Ainsi T_d correspond au premier instant de division conditionné par l'absence de soutirage et T_s correspond au premier instant de soutirage conditionné par l'absence de division. T_d est de loi exponentielle non-homogène de paramètre $b(A_t(x_0))$ (c'est-à-dire de densité $t \mapsto b(A_t(x_0)) \exp(-\int_0^t b(A_u(x_0)) du)$), T_s est de loi exponentielle (homogène) de paramètre D . T_d et T_s sont indépendants. On a ainsi :

$$\tau = T_d \wedge T_s.$$

Alors :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\eta_\tau = 0; \tau \leq t_0) &= \mathbb{P}(T_s < T_d; T_s \leq t_0) \\ &= \int_0^{t_0} D e^{-Dt} \mathbb{P}(T_d > t) dt \\ &= \int_0^{t_0} D e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt. \end{aligned}$$

De la même manière, on obtient la probabilité $\mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\eta_\tau \neq 0; \tau \leq t_0)$.

Comme α est distribuée suivant le noyau $q(\alpha) d\alpha$:

$$\begin{aligned} &\mathbb{E}_{\delta_{x_0}} [f(X_1, X_2) \mathbf{1}_{\{\eta_\tau \neq 0\}} \mathbf{1}_{\{\tau \leq t_0\}}] \\ &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}} [\mathbf{1}_{\tau=T_d} \mathbf{1}_{\{\tau \leq t_0\}} \mathbb{E}_{\delta_{x_0}} [f(X_1, X_2) | \tau]] \\ &= \int_0^{t_0} b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) f(\alpha A_t(x_0), (1-\alpha) A_t(x_0)) d\alpha dt. \end{aligned}$$

□

La probabilité d'extinction de la population sachant que la masse de l'individu initial

est x_0 sera notée :

$$p(x_0) \stackrel{\text{déf}}{=} \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\text{extinction}) = \mathbb{P}(\exists t > 0, N_t = 0 | \eta_0 = \delta_{x_0}),$$

où $N_t = \langle \eta_t, 1 \rangle$ représente le nombre d'individus de la population à l'instant t . La probabilité de survie sachant que la masse de l'individu initial est x_0 sera notée :

$$\mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\text{survie}) \stackrel{\text{déf}}{=} 1 - p(x_0) = \mathbb{P}(\forall t > 0, N_t > 0 | \eta_0 = \delta_{x_0}).$$

Nous aurons également besoin d'utiliser la probabilité d'extinction avant la n -ième génération, sachant que la masse de l'individu initial est x_0 , où $n \in \mathbb{N}$. Cette probabilité sera notée :

$$p_n(x_0) \stackrel{\text{déf}}{=} \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\text{extinction de la population avant la } n\text{-ième génération}). \quad (4.18)$$

Proposition 4.1.13. *p est une solution positive de :*

$$\begin{aligned} p(x_0) &= \int_0^\infty D e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt \\ &\quad + \int_0^\infty b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) p(\alpha A_t(x_0)) p((1-\alpha) A_t(x_0)) d\alpha dt \end{aligned} \quad (4.19)$$

et parmi les solutions positives elle est la plus petite dans le sens où pour toute solution positive \tilde{p} on a $p(x_0) \leq \tilde{p}(x_0)$ pour tout $x_0 \in [0, M]$.

Ce résultat est similaire à l'expression de la probabilité d'extinction dans le cas d'un processus de naissance et mort inhomogène en temps (voir par exemple Bailey [4]).

Remarque 4.1.14. *La fonction $f \equiv 1$ étant solution de (4.19), la plus petite solution positive de (4.19) vérifie bien $0 \leq p(x) \leq 1$ pour tout $x \in [0, M]$.*

Remarque 4.1.15. *Notons que par intégration par partie :*

$$\begin{aligned} &\int_0^\infty D e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt \\ &\quad + \int_0^\infty b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) p(\alpha A_t(x_0)) p((1-\alpha) A_t(x_0)) d\alpha dt \\ &\quad = 1 + \int_0^\infty b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - Dt} \\ &\quad \quad \times \int_0^1 q(\alpha) [p(\alpha A_t(x_0)) p((1-\alpha) A_t(x_0)) - 1] d\alpha dt. \end{aligned}$$

Ainsi, la probabilité de survie vérifie l'équation suivante :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\text{survie}) &= \int_0^\infty b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - D t} \\ &\quad \int_0^1 q(\alpha) \left[\mathbb{P}_{\delta_{\alpha A_t(x_0)}}(\text{survie}) + \mathbb{P}_{\delta_{(1-\alpha) A_t(x_0)}}(\text{survie}) \right. \\ &\quad \left. - \mathbb{P}_{\delta_{\alpha A_t(x_0)}}(\text{survie}) \mathbb{P}_{\delta_{(1-\alpha) A_t(x_0)}}(\text{survie}) \right] d\alpha dt. \end{aligned}$$

Démonstration. La probabilité d'extinction de la population vaut :

$$\begin{aligned} p(x_0) &= \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\exists t > 0, N_t = 0) \\ &= \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\exists t > 0, N_t = 0 \text{ et } \eta_\tau = 0) + \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\exists t > 0, N_t = 0 \text{ et } \eta_\tau \neq 0) \\ &= \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\eta_\tau = 0) + \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(1_{\{\exists t > \tau, N_t = 0\}} 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) \end{aligned}$$

D'après la propriété de Markov, on obtient :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(1_{\{\exists t > \tau, N_t = 0\}} 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(\mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(1_{\{\exists t > \tau, N_t = 0\}} 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}} | \eta_\tau)) \\ &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(\mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(1_{\{\exists t > \tau, N_t = 0\}} | \eta_\tau) 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) \\ &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(\mathbb{E}_{\delta_{X_1 + \delta_{X_2}}}(1_{\{\exists t > 0, N_t = 0\}}) 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) \end{aligned}$$

On note N_t^1 , respectivement N_t^2 , le nombre d'individus au temps t de la sous-population engendrée par l'individu de masse X_1 , respectivement X_2 . En utilisant l'indépendance des lignées, on obtient alors :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(1_{\{\exists t > \tau, N_t = 0\}} 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(\mathbb{E}_{\delta_{X_1 + \delta_{X_2}}}(1_{\{\exists t > 0, N_t^1 = 0\}} 1_{\{\exists t > 0, N_t^2 = 0\}}) 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) \\ &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(\mathbb{E}_{\delta_{X_1 + \delta_{X_2}}}(1_{\{\exists t > 0, N_t^1 = 0\}}) \mathbb{E}_{\delta_{X_1 + \delta_{X_2}}}(1_{\{\exists t > 0, N_t^2 = 0\}}) 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) \\ &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(\mathbb{E}_{\delta_{X_1}}(1_{\{\exists t > 0, N_t = 0\}}) \mathbb{E}_{\delta_{X_2}}(1_{\{\exists t > 0, N_t = 0\}}) 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}) \\ &= \mathbb{E}_{\delta_{x_0}}(p(X_1) p(X_2) 1_{\{\eta_\tau \neq 0\}}). \end{aligned}$$

Finalement, d'après le Lemme 4.1.12,

$$\begin{aligned} p(x_0) &= \int_0^\infty D e^{-D t} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt \\ &\quad + \int_0^\infty b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - D t} \int_0^1 q(\alpha) p(\alpha A_t(x_0)) p((1-\alpha) A_t(x_0)) d\alpha dt. \end{aligned}$$

Montrons maintenant que p est la plus petite solution de (4.19). Soit \tilde{p} une solution positive de (4.19). Alors pour tout x , $0 = p_0(x) \leq \tilde{p}(x)$. De plus, en suivant la démarche

précédente, on montre que :

$$p_n(x_0) = \int_0^\infty D e^{-Dt} e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du} dt + \int_0^\infty b(A_t(x_0)) e^{-\int_0^t b(A_u(x_0)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) p_{n-1}(\alpha A_t(x_0)) p_{n-1}((1-\alpha) A_t(x_0)) d\alpha dt.$$

Par récurrence, on obtient alors $p_n(x_0) \leq \tilde{p}(x_0)$. En passant à la limite on a alors $p(x_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} p_n(x_0) \leq \tilde{p}(x_0)$. p est donc la plus petite solution de (4.19). \square

Pour tout $x \in]0, M[$ et $y > 0$ tels que $x \leq y$, on note $t(x, y)$ le temps nécessaire à un individu de masse x pour atteindre la masse $y \wedge M$, s'il ne se divise pas. $t(x, y)$ est alors défini par :

$$t(x, y) \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{cases} \tilde{A}_x^{-1}(y), & \text{si } x \leq y < M, \\ +\infty, & \text{si } y \geq M, \end{cases} \quad (4.20)$$

où \tilde{A}_x^{-1} est l'application inverse du C^1 -difféomorphisme $t \mapsto A_t(x)$.

Théorème 4.1.16. *On a l'équivalence suivante :*

$$\exists x \in]0, M[, p(x) < 1 \iff \forall x \in]0, M[, p(x) < 1.$$

Si le milieu est favorable au développement de la population, il le sera donc quelque soit la masse de l'individu initial. Mais la probabilité de survie de la population dans ce milieu dépendra de la masse de cet individu.

Démonstration. Supposons qu'il existe $x_0 \in]0, M[$ tel que $p(x_0) < 1$. Considérons trois cas :

(i) Cas $x \in]0, x_0[$.

Le temps $t(x, x_0)$ d'atteinte de la masse x_0 est fini. Une possibilité de survie pour l'individu de masse initiale x est d'atteindre la masse x_0 sans se diviser, c'est-à-dire de survivre jusqu'au temps $t(x, x_0)$ sans se diviser, et que la population engendrée par l'individu de masse x_0 survive. On obtient donc :

$$\mathbb{P}_{\delta_x}(\text{survie}) \geq \exp\left(-Dt(x, x_0) - \int_0^{t(x, x_0)} b(A_u(x)) du\right) \times \mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\text{survie}).$$

D'où :

$$1 - p(x) \geq (1 - p(x_0)) \exp\left(-Dt(x, x_0) - \int_0^{t(x, x_0)} b(A_u(x)) du\right) > 0$$

donc $p(x) < 1$.

(ii) Cas $x \in [x_0, x_0 \vee m_{\text{div}}]$.

Étant donné que $x_0 \leq x \leq m_{\text{div}}$, la population engendrée par un individu de masse x_0 survit si et seulement si l'individu de masse initiale x_0 atteint la masse x , c'est-à-dire que l'individu survit pendant une durée de temps $t(x_0, x)$, et que la population engendrée par l'individu de masse x survit. Ainsi :

$$\mathbb{P}_{\delta_{x_0}}(\text{survie}) = e^{-Dt(x_0, x)} \mathbb{P}_{\delta_x}(\text{survie})$$

d'où

$$p(x) = 1 - (1 - p(x_0)) e^{Dt(x_0, x)} < 1.$$

(iii) Cas $x \in]x_0 \vee m_{\text{div}}, M[$.

On pose $x_1 = x_0 \vee m_{\text{div}}$, ainsi d'après (ii) $p(x_1) < 1$. Pour tout individu de masse z telle que $x_1 \leq z < 2x_1 \wedge M$, une possibilité de survie est de se diviser avant d'atteindre la masse $2x_1 \wedge M$, c'est-à-dire avant l'instant $t(z, 2x_1)$, que la masse du "premier" enfant soit inférieure à x_1 et que la population engendrée par cet enfant survive. Donc :

$$\mathbb{P}_{\delta_z}(\text{survie}) \geq \int_0^{t(z, 2x_1)} b(A_t(z)) e^{-\int_0^t b(A_u(z)) du - Dt} \int_0^{x_1} q\left(\frac{y}{A_t(z)}\right) \frac{\mathbb{P}_{\delta_y}(\text{survie})}{A_t(z)} dy dt.$$

Or :

$$\int_0^{x_1} \frac{1}{A_t(z)} q\left(\frac{y}{A_t(z)}\right) dy = \int_0^{\frac{x_1}{A_t(z)}} q(\alpha) d\alpha \geq \int_0^{\frac{1}{2}} q(\alpha) d\alpha = \frac{1}{2} > 0.$$

De plus, d'après (i), $\mathbb{P}_{\delta_y}(\text{survie}) = 1 - p(y) > 0$ pour tout $y < x_1$, donc :

$$\int_0^{x_1} q\left(\frac{y}{A_t(z)}\right) \frac{\mathbb{P}_{\delta_y}(\text{survie})}{A_t(z)} dy > 0.$$

En outre, $b(A_t(z)) > 0$ pour tout $0 \leq t \leq t(x, 2x_1)$ car $z > m_{\text{div}}$, donc finalement $\mathbb{P}_{\delta_z}(\text{survie}) > 0$, c'est-à-dire $p(z) < 1$ pour tout $z \in]x_0 \vee m_{\text{div}}, 2(x_0 \vee m_{\text{div}}) \wedge M[$. En itérant ce raisonnement, on montre que $p(x) < 1$ pour tout $x \in]x_0 \vee m_{\text{div}}, M[$.

□

Proposition 4.1.17. *Si la fonction de taux de division b est croissante, alors la probabilité d'extinction $p : x \mapsto p(x)$ est décroissante.*

Démonstration. On montre par récurrence que la fonction p_n est décroissante, pour tout $n \in \mathbb{N}^*$, où p_n est définie par (4.18). Soit $0 < x < y < M$, comme $A_u(x) < A_u(y)$, pour tout $u \geq 0$:

$$\begin{aligned} p_1(x) &= D \int_0^\infty e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} dt \\ &\geq D \int_0^\infty e^{-\int_0^t b(A_u(y)) du - Dt} dt \\ &= p_1(y). \end{aligned}$$

La fonction p_1 est donc décroissante. Soit $n \in \mathbb{N}^*$, on suppose que la fonction p_n est décroissante.

On décompose $p_{n+1}(x)$ de la manière suivante :

$$p_{n+1}(x) = p_1(x) + \mathbb{P}_{\delta_x}(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq 0),$$

où τ est le premier temps de saut de la population et

$$\begin{aligned} &\mathbb{P}_{\delta_x}(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq 0) \\ &= \int_0^\infty b(A_t(x)) e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha A_t(x)) p_n((1-\alpha)A_t(x)) d\alpha dt. \end{aligned}$$

On en déduit alors la relation suivante :

$$\begin{aligned} p_{n+1}(x) &= p_1(x) + p_{n+1}(x|\eta_\tau \neq 0) \mathbb{P}_{\delta_x}(\eta_\tau \neq 0) \\ &= p_1(x) + p_{n+1}(x|\eta_\tau \neq 0) (1 - p_1(x)) \end{aligned}$$

où

$$p_{n+1}(x|\eta_\tau \neq 0) = \frac{\mathbb{P}_{\delta_x}(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq 0)}{1 - p_1(x)}$$

représente la probabilité que la population, partant d'un individu de masse x , s'éteigne avant la $(n+1)$ -ième génération sachant que le premier évènement est une division.

Pour tout $t \geq 0$, on a $A_{t(x,y)+t}(x) = A_t(y)$, par un changement de variable, on obtient

alors :

$$\begin{aligned}
& \int_{t(x,y)}^{\infty} b(A_t(x)) e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha A_t(x)) p_n((1-\alpha) A_t(x)) d\alpha dt \\
&= e^{-\int_0^{t(x,y)} b(A_u(x)) du - Dt(x,y)} \int_0^{\infty} b(A_t(y)) e^{-\int_0^t b(A_u(y)) du - Dt} \\
&\quad \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha A_t(y)) p_n((1-\alpha) A_t(y)) d\alpha dt \\
&= e^{-\int_0^{t(x,y)} b(A_u(x)) du - Dt(x,y)} \mathbb{P}_{\delta_y}(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq 0) \\
&= e^{-\int_0^{t(x,y)} b(A_u(x)) du - Dt(x,y)} p_{n+1}(y|\eta_\tau \neq 0) (1 - p_1(y)).
\end{aligned}$$

De plus, sur l'intervalle de temps $[0, t(x, y)]$, l'individu, avant sa division, a une masse inférieure à y (i.e. pour tout $t \in [0, t(x, y)]$, $A_t(x) \leq y$). La fonction p_n étant supposée décroissante, on obtient alors :

$$\begin{aligned}
& \int_0^{t(x,y)} b(A_t(x)) e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha A_t(x)) p_n((1-\alpha) A_t(x)) d\alpha dt \\
&\geq \int_0^{t(x,y)} b(A_t(x)) e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} dt \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha y) p_n((1-\alpha) y) d\alpha.
\end{aligned}$$

En outre, la fonction p_n étant décroissante,

$$\begin{aligned}
& \mathbb{P}_{\delta_y}(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq 0) \\
&\leq \int_0^{\infty} b(A_t(y)) e^{-\int_0^t b(A_u(y)) du - Dt} dt \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha y) p_n((1-\alpha) y) d\alpha \\
&= (1 - p_1(y)) \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha y) p_n((1-\alpha) y) d\alpha
\end{aligned}$$

d'où

$$p_{n+1}(y|\eta_\tau \neq 0) \leq \int_0^1 q(\alpha) p_n(\alpha y) p_n((1-\alpha) y) d\alpha.$$

On obtient ainsi,

$$\begin{aligned}
p_{n+1}(x|\eta_\tau \neq 0) &\geq \left[\frac{\int_0^{t(x,y)} b(A_t(x)) e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} dt}{1 - p_1(x)} \right. \\
&\quad \left. + e^{-\int_0^{t(x,y)} b(A_u(x)) du - Dt(x,y)} \frac{1 - p_1(y)}{1 - p_1(x)} \right] p_{n+1}(y|\eta_\tau \neq 0).
\end{aligned}$$

Or,

$$\int_0^{t(x,y)} b(A_t(x)) e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} dt = 1 - e^{-\int_0^{t(x,y)} b(A_u(x)) du - Dt(x,y)} - D \int_0^{t(x,y)} e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt}$$

donc

$$p_{n+1}(x|\eta_\tau \neq 0) \geq \left[\frac{1 - D \int_0^{t(x,y)} e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} dt}{1 - p_1(x)} - e^{-\int_0^{t(x,y)} b(A_u(x)) du - Dt(x,y)} \frac{p_1(y)}{1 - p_1(x)} \right] p_{n+1}(y|\eta_\tau \neq 0).$$

De plus,

$$p_1(x) = D \int_0^{t(x,y)} e^{-\int_0^t b(A_u(x)) du - Dt} dt + e^{-\int_0^{t(x,y)} b(A_u(x)) du - Dt(x,y)} p_1(y)$$

d'où

$$p_{n+1}(x|\eta_\tau \neq 0) \geq p_{n+1}(y|\eta_\tau \neq 0).$$

Ainsi :

$$\begin{aligned} p_{n+1}(x) - p_{n+1}(y) &= p_1(x) + p_{n+1}(x|\eta_\tau \neq 0) (1 - p_1(x)) \\ &\quad - p_1(y) - p_{n+1}(y|\eta_\tau \neq 0) (1 - p_1(y)) \\ &\geq (p_1(x) - p_1(y)) (1 - p_{n+1}(y|\eta_\tau \neq 0)) \\ &\geq 0. \end{aligned}$$

La fonction p_{n+1} est donc décroissante.

De plus, pour tous $x \in]0, M[$, la suite $(p_n(x))_{n \in \mathbb{N}^*}$ est croissante et majorée par 1 ; elle est donc convergente, de limite $p(x)$. En passant à la limite, on obtient finalement :

$$p(x) - p(y) = \lim_{n \rightarrow \infty} (p_n(x) - p_n(y)) \geq 0.$$

□

4.2 Deux modèles intégrro-différentiels

Nous présentons, dans cette section, les modèles déterministes associés aux modèles probabilistes présentés à la section précédente. Nous présentons, dans une première sous-section, le modèle de chemostat avec mutations général (sans supposer que la population monomorphique est en régime stationnaire lors de l'occurrence d'une mutation). Nous décrivons ensuite le modèle de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant correspondant à la description de la population mutante sous une hypothèse de mutations rares, permettant de supposer la population monomorphique en régime stationnaire lors de l'occurrence d'une mutation.

4.2.1 Chemostat avec mutations

Nous supposons qu'à l'instant initial la population résidente est monomorphique, de trait c_0 , et qu'elle suit le système intégrro-différentiel présenté à la Section 2.2 à savoir :

$$\frac{d}{dt} S_t = D (s_{\text{in}} - S_t) - \frac{k}{V} \int_0^M g(c_0, S_t, x) r_t(c_0, x) dx, \quad (4.21)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} r_t(c_0, x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(c_0, S_t, x) r_t(c_0, x)) + (b(c_0, S_t, x) + D) r_t(c_0, x) \\ = 2 \int_x^M \frac{b(c_0, S_t, z)}{z} q\left(c_0, \frac{x}{z}\right) r_t(c_0, z) dz. \end{aligned} \quad (4.22)$$

Nous notons τ le temps d'apparition d'une population mutante et nous notons c le trait mutant. Alors avant l'instant τ , le chemostat évolue suivant le système précédent et après l'instant τ le chemostat évolue suivant le système suivant :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} S_t = D (s_{\text{in}} - S_t) - \frac{k}{V} \int_0^M g(c_0, S_t, x) r_t(c_0, x) dx \\ - \frac{k}{V} \int_0^M g(c, S_t, x) r_t(c, x) dx, \end{aligned} \quad (4.23)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} r_t(c_0, x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(c_0, S_t, x) r_t(c_0, x)) + (b(c_0, S_t, x) + D) r_t(c_0, x) \\ = 2 \int_x^M \frac{b(c_0, S_t, z)}{z} q\left(c_0, \frac{x}{z}\right) r_t(c_0, z) dz \end{aligned} \quad (4.24)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} r_t(c, x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(c, S_t, x) r_t(c, x)) + (b(c, S_t, x) + D) r_t(c, x) \\ = 2 \int_x^M \frac{b(c, S_t, z)}{z} q\left(c, \frac{x}{z}\right) r_t(c, z) dz \end{aligned} \quad (4.25)$$

avec une condition initiale $r_\tau(c, \cdot)$ décrivant la fraction de la population ayant le trait mutant c .

De manière similaire à l'Hypothèse 4.1.5, nous supposons que pour tout trait $c_0 \in \mathcal{C}$ le système d'équations (4.21)-(4.22) admet un unique équilibre stable $(S^*(c_0), r^*(c_0, \cdot))$.

Nous supposons également que le système d'équations (4.23)-(4.24)-(4.25) admet un unique équilibre stable.

En général, la coexistence entre les deux traits c_0 et c n'est pas possible. En effet Hsu *et al.* [37] ont montré le principe d'exclusion compétitive dans le cas où la vitesse de croissance g est de la forme : $g(S, x) = \mu(S)x$ (voir aussi Smith et Waltman [61]). L'équilibre stable de (4.23)-(4.24)-(4.25) sera de la forme $(S^*(c_0), r^*(c_0), 0)$ ou $(S^*(c), 0, r^*(c))$ et la population survivant dans le chemostat sera celle qui dégrade le mieux le substrat, c'est-à-dire que l'équilibre sera $(S^*(c_0), r^*(c_0), 0)$ si $S^*(c_0) < S^*(c)$ et $(S^*(c), 0, r^*(c))$ si $S^*(c_0) > S^*(c)$.

Nous supposons que le principe d'exclusion compétitive est vérifié. Alors, deux cas sont possibles lors d'une mutation :

- **1er cas :** La population résidente est "meilleure" que la population mutante (pour l'exemple présenté ci-dessus, la relation $S^*(c_0) < S^*(c)$ est vérifiée). Alors la population mutante s'éteint et le couple substrat/population résidente atteint un voisinage de son état d'équilibre $(S^*(c_0), r^*(c_0, \cdot))$.
- **2nd cas :** La population mutante est "meilleure" que la population résidente (pour l'exemple présenté ci-dessus, la relation $S^*(c) < S^*(c_0)$ est vérifiée). Alors la population mutante peut envahir la population résidente. Dans ce cas, la population résidente va à l'extinction et le couple substrat/population mutante atteint un voisinage de son état d'équilibre $(S^*(c), r^*(c, \cdot))$. La population mutante joue ensuite le rôle de la population résidente pour la mutation suivante.

Au voisinage de l'instant de mutation, la population mutante est en très faible quantité dans le chemostat. Il n'est donc pas judicieux de modéliser sa croissance par un modèle déterministe, l'aléa étant très présent. Néanmoins, le modèle déterministe nous permet de déterminer (au moins numériquement) le trait vers lequel la population va converger après plusieurs mutations (voir l'étude numérique du modèle déterministe à la Section 5.2).

Lorsque la population résidente est dans un voisinage de son état d'équilibre, l'étude de la croissance du mutant peut se réduire à l'étude d'un modèle de croissance-fragmentation en milieu constant. À nouveau, nous supposons que les mutations sont suffisamment rares pour que la population résidente atteigne un voisinage de son équilibre avant l'arrivée d'une mutation. Après chaque instant de mutation, aussi longtemps que la population mutante est supposée rare, son impact sur l'équilibre de la population résidente est négligeable. Juste après l'instant de mutation, la modélisation de la population mutante peut donc être

approchée par le modèle de croissance fragmentation décrit à la section suivante avec :

$$\begin{aligned} g(x) &\stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} g(c, S^*(c_0), x), \\ b(x) &\stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} b(c, S^*(c_0), x), \\ q(\alpha) &\stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} q(c, \alpha). \end{aligned} \quad (4.26)$$

4.2.2 Mod\u00e8le de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant

Tout comme pour l'approche probabiliste, aussi longtemps que le nombre d'individus mutants est suffisamment faible (inf\u00e9rieur \u00e0 un seuil $\varepsilon > 0$), la mod\u00e9lisation d\u00e9terministe de la population mutante se r\u00e9duit \u00e0 un mod\u00e8le de croissance-fragmentation-soutirage en milieu constant. Ce mod\u00e8le correspond au mod\u00e8le d\u00e9terministe associ\u00e9 au mod\u00e8le probabiliste d\u00e9crit \u00e0 la Section 4.1.2. On suppose qu'un individu de masse x :

- (i) se divise, au taux $b(x)$, en deux individus αx et $(1 - \alpha)x$, o\u00f9 α est distribu\u00e9 selon un noyau de probabilit\u00e9 $q(\alpha) d\alpha$;
- (ii) dispara\u00eet au taux D , (qui peut \u00eatre vu, dans ce mod\u00e8le comme un taux de mort et qui correspond au taux de soutirage de l'individu) ;
- (iii) cro\u00eet \u00e0 la vitesse g .

L'\u00e9quation d'\u00e9volution de la densit\u00e9 de population correspond donc \u00e0 l'\u00e9quation int\u00e9gro-diff\u00e9rentielle suivante :

$$\frac{\partial}{\partial t} m_t(x) + \frac{\partial}{\partial x} (g(x) m_t(x)) + (b(x) + D) m_t(x) = 2 \int_0^M \frac{b(z)}{z} q\left(\frac{x}{z}\right) m_t(z) dz \quad (4.27)$$

o\u00f9 $m_t(x)$ repr\u00e9sente la densit\u00e9 de population de masse x au temps t ; avec la condition initiale m_0 , repr\u00e9sant le noyau de distribution de la masse de l'individu mutant. On a alors : $\int_0^M m_0(x) dx = 1$.

Nous notons \mathcal{G} l'op\u00e9rateur d\u00e9crivant l'\u00e9volution de la densit\u00e9 m , c'est-\u00e0-dire tel quel $\partial_t m_t(x) = \mathcal{G}m_t(x)$:

$$\mathcal{G}f(x) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} -\partial_x(g(x) f(x)) - (D + b(x)) f(x) + 2 \int_0^M \frac{b(z)}{z} q\left(\frac{x}{z}\right) f(z) dz. \quad (4.28)$$

et \mathcal{G}^* son adjoint :

$$\mathcal{G}^* f(x) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} -(D + b(x)) f(x) + g(x) \partial_x f(x) + 2b(x) \int_0^1 q(\alpha) \phi(\alpha x) d\alpha. \quad (4.29)$$

Nous consid\u00e9rons le probl\u00e8me aux valeurs propres suivant :

$$\mathcal{G}\hat{u}(x) = \Lambda \hat{u}(x) \quad (4.30a)$$

$$g(0) \hat{u}(0) = 0, \quad D + \Lambda > 0, \quad \hat{u}(x) \geq 0, \quad \int_0^M \hat{u}(x) dx = 1. \quad (4.30b)$$

ainsi que son problème adjoint :

$$\mathcal{G}^* \hat{v}(x) = \Lambda \hat{v}(x) \quad (4.31a)$$

$$\hat{v}(x) \geq 0, \quad \int_0^M \hat{v}(x) \hat{u}(x) dx = 1. \quad (4.31b)$$

Hypothèse 4.2.1. *Nous supposons que le système (4.30)-(4.31) admet une solution $(\hat{u}, \hat{v}, \Lambda)$ telle que $\hat{u}, \hat{v} \in C^1([0, M])$.*

Remarque 4.2.2. *L'existence et l'unicité de solution $(\hat{u}, \hat{v}, \Lambda)$ du problème (4.30)-(4.31) ont été démontrées pour des modèles relativement proches du notre. Notamment Doumic [20] a démontré le résultat pour un modèle de croissance-fragmentation structuré en masse et en âge. Doumic Jauffret et Gabriel [21] étudient un modèle de croissance-fragmentation structuré en masse, avec une vitesse de croissance $g(x)$ strictement positive pour $x > 0$; les masses des individus ne sont alors plus contenues dans un compact $[0, M]$, le domaine de définition des vecteurs propres est alors $[0, +\infty[$.*

Le taux de croissance de la population est alors donné par la valeur propre Λ (nous verrons dans la section suivante qu'elle est unique).

Si les mutations sont suffisamment rares pour que la population résidente atteigne un voisinage de son état d'équilibre avant l'occurrence d'une mutation, alors la population mutante du modèle décrit à la section précédente peut être modélisée par le modèle réduit ci-dessus avec les notations (4.26). L'étude de la possibilité d'invasion de la population mutante revient donc à déterminer le signe de la valeur propre Λ : si $\Lambda > 0$ alors la population mutante peut envahir la population résidente ; si $\Lambda \leq 0$ la population mutante s'éteindra.

4.3 Lien entre les approches probabiliste et déterministe

Le but de cette partie est de faire le lien entre les descriptions stochastique et déterministe de la possibilité d'invasion de l'espèce mutante dans le chemostat. La principale différence entre ces deux approches est que dans la description probabiliste, la fitness est généralement représentée comme étant la probabilité de survie de la population mutante dans la population résidente, alors que dans la description déterministe, la fitness est donnée par le taux de croissance de la population mutante.

Le but ici est de montrer que ces deux approches mènent bien au même critère d'invasion du mutant (voir le Théorème 4.3.11), bien qu'il n'y ait pas de relation simple entre ces deux quantités comme dans le cas non structuré étudié par Metz *et al.* [47], Champagnat [10], Champagnat *et al.* [12].

Le résultat obtenu au Théorème 4.3.11, nous permettra de déterminer numériquement, sur un exemple particulier, un état stationnaire, aussi bien pour le modèle intégro-différentiel que pour le modèle individu-centré, correspondant à un trait résident ne permettant à aucune population mutante d'envahir le chemostat (voir le Chapitre 5).

Certains résultats donnés dans cette section peuvent être déterminés soit par une approche déterministe en étudiant le problème aux valeurs propres (4.30)-(4.31), soit en utilisant une approche stochastique à partir du processus (4.12). Nous adopterons principalement l'approche stochastique, tout en donnant des éléments de preuve de la démarche déterministe suivie notamment par Perthame [55], Doumic Jauffret et Gabriel [21].

Nous supposons l'Hypothèse 4.2.1 vérifiée et nous considérons une solution $(\hat{u}, \hat{v}, \Lambda)$ du système (4.30)-(4.31) telle que $\hat{u}, \hat{v} \in C^1([0, M])$, ainsi que le processus

$$\eta_t = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{X_t^i}$$

défini par l'Équation (4.12). Nous supposons dans toute cette section que les hypothèses suivantes, qui reprennent les Hypothèses 4.1.8, sont satisfaites :

Hypothèses 4.3.1. *Nous faisons les hypothèses suivantes :*

- *Le noyau q est supposé symétrique par rapport à 1/2 :*

$$q(\alpha) = q(1 - \alpha), \quad \forall \alpha \in [0, 1].$$

- *$g(0) = g(M) = 0$ et $g(x) > 0$ pour tout $x \in]0, M[$.*
- *$b \in C([0, M])$. Il existe $m_{\text{div}} \in [0, M[$ et $\bar{b} > 0$ tels que :*

$$\begin{aligned} b(x) &= 0 \text{ pour } x \leq m_{\text{div}}, \\ 0 < b(x) < \bar{b} &\text{ pour } x \in]m_{\text{div}}, M]. \end{aligned}$$

4.3.1 Processus microscopique et problème aux valeurs propres

Proposition 4.3.2. *Soit $f \in C^1([0, M])$. Si v est une solution $C^{1,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$ de*

$$\frac{\partial}{\partial t} v(t, x) = \mathcal{G}^* v(t, x), \quad t \geq 0, \quad v(0, x) = f(x), \quad x \in [0, M]. \quad (4.32)$$

où l'opérateur \mathcal{G}^* est défini à l'Équation (4.29), alors

$$v(t, x) = \mathbb{E}_{\delta_x} \left[\sum_{i=1}^{N_t} f(X_t^i) \right].$$

Démonstration. Soient v une solution $C^{1,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$ de (4.32) et $t \geq 0$ fixé. On pose

$$M_s = \sum_{i=1}^{N_s} v(t-s, X_s^i).$$

La Proposition 4.1.9 donne :

$$\begin{aligned} M_s &= v(t, X_0) + \int_0^s \left(\sum_{i=1}^{N_u} g(X_u^i) \partial_x v(t-u, X_u^i) - \partial_t v(t-u, X_u^i) \right) du \\ &+ \iint_{[0,t] \times [0,1]} \sum_{j=1}^{N_u} b(X_{u-}^j) [v(t-u, \alpha X_{u-}^j) + v(t-u, (1-\alpha) X_{u-}^j) \\ &\quad - v(t-u, X_{u-}^j)] q(\alpha) d\alpha du \\ &- D \int_0^s \sum_{j=1}^{N_u} v(t-u, X_u^j) du \\ &+ \iiint_{[0,s] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} 1_{\{j \leq N_{u-}\}} 1_{\{\theta \leq b(X_{u-}^j)/\bar{b}\}} [v(t-u, \alpha X_{u-}^j) + v(t-u, (1-\alpha) X_{u-}^j) \\ &\quad - v(t-u, X_{u-}^j)] \tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &- \iint_{[0,s] \times \mathbb{N}^*} 1_{\{j \leq N_{u-}\}} v(t-u, X_{u-}^j) \tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj). \end{aligned}$$

On obtient ainsi :

$$\begin{aligned} M_s &= v(t, X_0) + \int_0^s \sum_{j=1}^{N_u} \left(\mathcal{G}^* v(t-u, X_u^j) - \partial_t v(t-u, X_u^j) \right) du \\ &+ \iiint_{[0,s] \times \mathbb{N}^* \times [0,1]^2} 1_{\{j \leq N_{u-}\}} 1_{\{\theta \leq b(X_{u-}^j)/\bar{b}\}} [v(t-u, \alpha X_{u-}^j) + v(t-u, (1-\alpha) X_{u-}^j) \\ &\quad - v(t-u, X_{u-}^j)] \tilde{\mathcal{N}}_1(du, dj, d\alpha, d\theta) \\ &- \iint_{[0,s] \times \mathbb{N}^*} 1_{\{j \leq N_{u-}\}} v(t-u, X_{u-}^j) \tilde{\mathcal{N}}_2(du, dj). \end{aligned}$$

Comme v est solution de (4.32), le second terme du membre de droite est nul. Par continuité, v est bornée sur $[0, t] \times [0, M]$; d'après la Proposition 4.1.10 et le Lemme 4.1.11, $(M_s)_{s \geq 0}$ est donc une martingale. Ainsi $\mathbb{E}_{\delta_x}(M_t) = \mathbb{E}_{\delta_x}(M_0)$ d'où le résultat cherché. \square

Proposition 4.3.3. *Pour tout $t > 0$, \hat{v} vérifie :*

$$\mathbb{E}_{\delta_x} \left[\sum_{i=1}^{N_t} \hat{v}(X_t^i) \right] = e^{\Lambda t} \hat{v}(x). \quad (4.33)$$

Démonstration. En dérivant $e^{\Lambda t} \hat{v}(x)$ par rapport au temps on obtient :

$$\frac{d}{dt} \left(e^{\Lambda t} \hat{v}(x) \right) = \Lambda e^{\Lambda t} \hat{v}(x) = e^{\Lambda t} \mathcal{G}^* \hat{v}(x) = \mathcal{G}^* \left(e^{\Lambda t} \hat{v}(x) \right).$$

$e^{\Lambda t} \hat{v}(x)$ est solution de (4.32) avec la condition initiale $v(0, x) = \hat{v}(x)$, le résultat cherché se déduit donc directement de la Proposition 4.3.2. \square

La Proposition précédente nous permet d'obtenir des résultats de convergence des solutions de (4.32) :

Corollaire 4.3.4. *Soit $f \in C^1([0, M])$ telle qu'il existe des constantes $C^- > 0$ et $C^+ > 0$ finies telles que pour tout $x \in]0, M[$:*

$$C^- \hat{v}(x) \leq f(x) \leq C^+ \hat{v}(x).$$

Soit v une solution $C^{1,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$ de (4.32) avec f pour condition initiale. Alors pour tout $x \in]0, M[$:

$$C^- \hat{v}(x) \leq v(t, x) e^{-\Lambda t} \leq C^+ \hat{v}(x). \quad (4.34)$$

Démonstration. D'après les Propositions 4.3.2 et 4.3.3 on obtient :

$$v(t, x) = \mathbb{E}_{\delta_x} \left[\sum_{i=1}^{N_t} f(X_t^i) \right] \leq C^+ \mathbb{E}_{\delta_x} \left[\sum_{i=1}^{N_t} \hat{v}(X_t^i) \right] \leq C^+ e^{\Lambda t} \hat{v}(x).$$

L'inégalité de droite s'obtient de la même manière par minoration de f . \square

Remarque 4.3.5. *Il existe des méthodes déterministes pour démontrer le Corollaire précédent. Par exemple, pour $\Lambda > 0$, on peut, en suivant la démarche proposée par Perthame [55], utiliser le principe d'entropie relative généralisée suivant : Pour v , w et ψ des fonctions de $C^{1,1}(\mathbb{R}_+ \times [0, M])$ telles que v et w sont des solutions de (4.32) avec des conditions initiales données et ψ est une solution de :*

$$\frac{\partial}{\partial t} \psi(t, x) = \mathcal{G} \psi(t, x), \quad (4.35)$$

on peut montrer (voir par exemple [55]) que pour toute fonction convexe H , on a :

$$\frac{d}{dt} \int \psi(t, x) w(t, x) H\left(\frac{v(t, x)}{w(t, x)}\right) dx \leq 0.$$

En choisissant :

$$w(t, x) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} e^{\Lambda t} \hat{v}(x), \quad \psi(t, x) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} e^{\Lambda t} \hat{u}(x).$$

on obtient alors :

$$\frac{d}{dt} \int \hat{u}(x) \hat{v}(x) H\left(\frac{v(t, x) e^{-\Lambda t}}{\hat{v}(x)}\right) dx \leq 0$$

donc la fonction d\u00e9riv\u00e9e pr\u00e9c\u00e9demment est d\u00e9croissante. Pour une fonction $H \geq 0$, elle est positive.

En choisissant $H(u) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} (u - C^+)_+^2$, on a :

$$\int \hat{u}(x) \hat{v}(x) H\left(\frac{f(x)}{\hat{v}(x)}\right) dx = 0,$$

donc :

$$\int \hat{u}(x) \hat{v}(x) H\left(\frac{v(t, x) e^{-\Lambda t}}{\hat{v}(x)}\right) dx = 0.$$

Comme pour tout x dans l'int\u00e9rieur du support de \hat{u} , $\hat{u}(x) > 0$ et $\hat{v}(x) > 0$, alors :

$$H\left(\frac{v(t, x) e^{-\Lambda t}}{\hat{v}(x)}\right) = 0,$$

on en d\u00e9duit donc que l'in\u00e9galit\u00e9 de droite de (4.34) est v\u00e9rifi\u00e9e sur le support de \hat{u} .

L'in\u00e9galit\u00e9 de gauche s'obtient par le m\u00eame type de raisonnement en prenant :

$$H(u) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} (C^- - u)_+^2.$$

Proposition 4.3.6. La fonction \hat{v} est strictement positive sur l'intervalle $]0, M[$:

$$\hat{v}(x) > 0, \quad x \in]0, M[.$$

Pour d\u00e9montrer cette proposition, nous utilisons une d\u00e9marche similaire \u00e0 celle utilis\u00e9e pour la d\u00e9monstration du Th\u00e9or\u00e8me 4.1.16 :

D\u00e9monstration. Soit $x_0 \in]0, M[$ tel que $\hat{v}(x_0) > 0$ (un tel x_0 existe car $\int_0^M \hat{v}(x) \hat{u}(x) dx =$

1).

Pour tout $x \in]0, M[$ et $y > 0$ tels que $x \leq y$, $t(x, y)$ représente le temps nécessaire à un individu de masse x pour atteindre la masse $y \wedge M$ défini par (4.20).

(i) Soit $0 < x < x_0$. La probabilité p_0 qu'un individu de masse x atteigne la masse x_0 sans se diviser et sans être soutiré du chemostat vaut :

$$p_0 = \exp\left(-D t(x, x_0) - \int_0^{t(x, x_0)} b(A_u(x)) du\right) > 0.$$

D'après la proposition 4.3.3 on obtient ainsi

$$e^{\Lambda t(x, x_0)} \hat{v}(x) = \mathbb{E}_{\delta_x} \left[\sum_{i=1}^{N_{t(x, x_0)}} \hat{v}(X_{t(x, x_0)}^i) \right] \geq p_0 \hat{v}(x_0) > 0.$$

Donc \hat{v} est strictement positive sur $]0, x_0]$.

(ii) Soit $x \in [x_0, x_0 \vee m_{\text{div}}]$.

La population engendrée par x_0 survit jusqu'au temps $t(x_0, x)$ si et seulement si l'individu de masse initiale x_0 atteint la masse x . On obtient alors :

$$\begin{aligned} 0 < e^{\Lambda t(x_0, x)} \hat{v}(x_0) &= \mathbb{E}_{x_0} \left[\sum_{i=1}^{N_{t(x_0, x)}} \hat{v}(X_{t(x_0, x)}^i) \right] \\ &= e^{-D t(x_0, x)} \hat{v}(x). \end{aligned}$$

(iii) $x \in]x_0 \vee m_{\text{div}}, M[$. Soit $x_0 \vee m_{\text{div}} \leq x_1 < M$ tel que $\hat{v}(x_1) > 0$. Pour tout individu de masse z telle que $x_1 \leq z < 2x_1 \wedge M$, une possibilité pour qu'au temps $t(z, 2x_1)$ il y ait encore des individus dans la population engendrée par l'individu de masse z est qu'il se divise avant l'instant $t(z, 2x_1)$. L'un des enfants aura alors une masse inférieure à x_1 . On obtient alors la minoration suivante :

$$\begin{aligned} e^{\Lambda t(z, 2x_1)} \hat{v}(z) &= \mathbb{E}_z \left[\sum_{i=1}^{N_{t(z, 2x_1)}} \hat{v}(X_{t(z, 2x_1)}^i) \right] \\ &\geq \int_0^{t(z, 2x_1)} b(A_t(z)) e^{-\int_0^t b(A_u(z)) du - D t} \\ &\quad \int_0^{x_1} \frac{1}{A_t(z)} q\left(\frac{y}{A_t(z)}\right) \mathbb{E}_y \left[\sum_{i=1}^{N_{t(z, 2x_1)-t}} \hat{v}(X_{t(z, 2x_1)-t}^i) \right] dy dt. \end{aligned}$$

Or,

$$\int_0^{x_1} \frac{1}{A_t(z)} q\left(\frac{y}{A_t(z)}\right) dy = \int_0^{\frac{x_1}{A_t(z)}} q(\alpha) d\alpha \geq \int_0^{\frac{1}{2}} q(\alpha) d\alpha = \frac{1}{2} > 0.$$

De plus, d'après la Proposition 4.3.3 et (i), pour tout $y \leq x_1$:

$$\mathbb{E}_y \left[\sum_{i=1}^{N_{t(z, 2x_1)-t}} \hat{v}(X_{t(z, 2x_1)-t}^i) \right] = e^{\Lambda(t(z, 2x_1)-t)} \hat{v}(y) > 0.$$

En outre, $b(A_t(z)) > 0$ pour tout $0 \leq t \leq t(x, 2x_1)$ car $z > m_{\text{div}}$, donc finalement $\hat{v}(z) > 0$. Comme $\hat{v}(x_0 \vee m_{\text{div}}) > 0$, on en déduit du résultat précédent que $\hat{v}(x) > 0$ pour tout $x \in]x_0 \vee m_{\text{div}}, 2(x_0 \vee m_{\text{div}}) \wedge M[$, puis par récurrence, que $\hat{v}(x) > 0$ pour tout $x \in]x_0 \vee m_{\text{div}}, M[$. □

Remarque 4.3.7. La proposition précédente peut également se démontrer à partir du problème aux valeurs propres, en suivant par exemple la démarche utilisée par Doumic Jauffret et Gabriel [21, Lemme 1.3.1] : soit $x_0 \in]0, M[$, pour tout $x \in [x_0, M[$ on pose :

$$G(x) \stackrel{\text{déf}}{=} \hat{v}(x) e^{-\int_{x_0}^x \frac{\Lambda+D+b(y)}{g(y)} dy}$$

alors

$$G'(x) = -2 \frac{b(x)}{g(x)} e^{-\int_{x_0}^x \frac{\Lambda+D+b(y)}{g(y)} dy} \int_0^1 q(\alpha) \hat{v}(\alpha x) d\alpha \leq 0.$$

Supposons que \hat{v} s'annule sur l'intervalle $[x_0, M[$ et notons :

$$x_1 \stackrel{\text{déf}}{=} \inf_{x_0 \leq x < M} \{\hat{v}(x) = 0\}.$$

Alors $G(x_1) = 0$ et, G étant décroissante et positive, on en déduit que $\hat{v}(x) = 0$ pour tout $x \geq x_1$. D'autre part, $\int_0^M \hat{u}(x) \hat{v}(x) dx = 1$, donc x_0 étant choisit arbitrairement, il existe $0 < m < M$ tel que $\hat{v}(x) > 0$ pour tout $x < m$. Pour $x_0 < m$, on a alors pour tout $y \in]x_1, M[$:

$$\int_{x_1}^y G'(x) dx = -2 \int_{x_1}^y \frac{e^{-\int_{x_0}^x \frac{\Lambda+D+b(z)}{g(z)} dz}}{g(x)} b(x) \int_0^1 q(\alpha) \hat{v}(\alpha x) d\alpha < 0$$

ce qui contredit le fait que $\hat{v}(x) = 0$ pour tout $x > x_1$, car on aurait alors $G'(x) = 0$ pour tout $x > x_1$. Donc finalement $\hat{v}(x) > 0$ pour tout $0 < x < M$.

Corollaire 4.3.8. Soient $(\hat{u}_1, \hat{v}_1, \Lambda_1)$ et $(\hat{u}_2, \hat{v}_2, \Lambda_2)$ deux solutions du problème aux valeurs propres (4.30)-(4.31), alors $\Lambda_1 = \Lambda_2$.

Démonstration. Comme $\mathcal{G}^* \hat{v}_2 = \Lambda_2 \hat{v}_2$ et $\mathcal{G} \hat{u}_1 = \Lambda_1 \hat{u}_1$, on a :

$$\begin{aligned} \Lambda_2 \int_0^M \hat{u}_1(x) \hat{v}_2(x) dx &= \int_0^M \hat{u}_1(x) \mathcal{G}^* \hat{v}_2(x) dx \\ &= \int_0^M \mathcal{G} \hat{u}_1(x) \hat{v}_2(x) dx \\ &= \Lambda_1 \int_0^M \hat{u}_1(x) \hat{v}_2(x) dx. \end{aligned}$$

De plus, d'après la Proposition 4.3.6, $\hat{v}_2(x) > 0$ pour tout $x \in]0, M[$, donc :

$$\int_0^M \hat{u}_1(x) \hat{v}_2(x) dx > 0.$$

On en déduit donc que $\Lambda_1 = \Lambda_2$. □

Proposition 4.3.9. Pour tout $x \in]0, M[$, il existe une constante $C_x > 0$ telle que :

$$\mathbb{E}_{\delta_x}(N_t) \leq C_x e^{\Lambda t}, \quad \forall t \geq 0.$$

Démonstration. Soit $\varepsilon > 0$ tel que $\varepsilon < x < M - \varepsilon$. D'après la Proposition 4.3.6, la fonction \hat{v} étant continue et strictement positive sur l'intervalle $]0, M[$, il existe donc une constante finie $C_\varepsilon > 0$ telle que :

$$1 \leq C_\varepsilon \hat{v}(y), \quad \forall y \in [\varepsilon, M - \varepsilon].$$

Pour tout $t \geq 0$, on note K_t^ε le nombre d'individus dont les masses sont dans l'intervalle $[\varepsilon, M - \varepsilon]$ au temps t , alors, d'après la Proposition 4.3.3 :

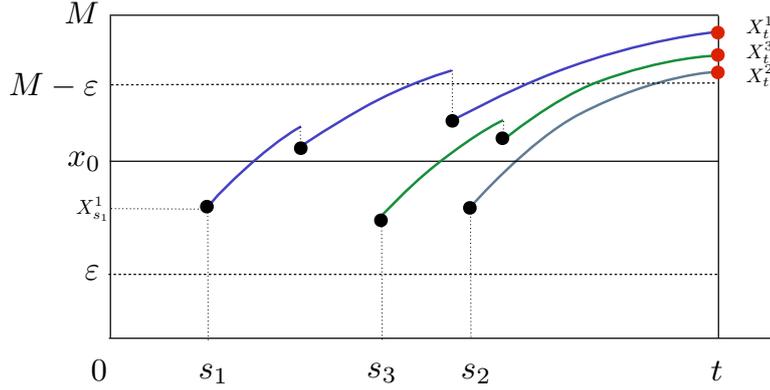
$$\mathbb{E}_{\delta_x}(K_t^\varepsilon) = \mathbb{E}_{\delta_x} \left[\sum_{i=1}^{N_t} 1_{\{[\varepsilon, M - \varepsilon]\}}(X_t^i) \right] \leq C_\varepsilon \mathbb{E}_{\delta_x} \left[\sum_{i=1}^{N_t} \hat{v}(X_t^i) \right] = C_\varepsilon e^{\Lambda t} \hat{v}(x).$$

Soit maintenant M_t^ε le nombre d'individus dont les masses sont dans l'intervalle $]M - \varepsilon, M[$ à l'instant t . Soit $x_0 \in]M/2, M[$ tel que $x \leq x_0 < M - \varepsilon$. Alors pour tout individu de masse X_t^i dans l'intervalle $]M - \varepsilon, M[$ au temps t , il existe $s_i < t$ et un ancêtre de masse $X_{s_i}^i$ dans l'intervalle $[\varepsilon, x_0]$ au temps s_i qui a survécu dans le chemostat pendant un temps $t - s_i$ (avec possibles divisions, c'est-à-dire que l'on suit une lignée) et qui est devenu l'individu X_t^i au temps t . Les $X_{s_i}^i$ peuvent être choisis de sorte que les lignées

soient disjointes. Alors presque sûrement :

$$M_t^\varepsilon = \sum_{i=1}^{M_t^\varepsilon} \mathbf{1}_{\{(X_{s_i}^i \in]\varepsilon, M-\varepsilon]) \cap (X_{s_i}^i \text{ survit pendant un temps } t-s_i)\}}$$

Schématiquement avec $M_t^\varepsilon = 3$:



De plus, les masses $X_{s_i}^i$ correspondent aux masses d'individus disjointes. Chacun de ces individus aura parcouru l'intervalle de masse $[x_0, M - \varepsilon]$ (avec possibles divisions), donc sera resté dans l'intervalle $]\varepsilon, M - \varepsilon[$ pendant un temps au moins égal à $t(x_0, M - \varepsilon)$, où $t(x_0, M - \varepsilon)$ défini par (4.20), est le temps pour un individu de masse x_0 d'atteindre la masse $M - \varepsilon$ sans se diviser. Ainsi, presque sûrement :

$$M_t^\varepsilon \leq \frac{1}{t(x_0, M - \varepsilon)} \int_0^t \sum_{i=1}^{N_s} \mathbf{1}_{\{(X_s^i \in]\varepsilon, M-\varepsilon]) \cap (X_s^i \text{ survit pendant un temps } t-s)\}} ds$$

La probabilité, pour un individu, de survivre pendant un temps $t - s$ est indépendante de sa masse et vaut $e^{-D(t-s)}$, ainsi :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{\delta_x}(M_t^\varepsilon) &\leq \frac{1}{t(x_0, M - \varepsilon)} \int_0^t \mathbb{E}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_s} \mathbf{1}_{\{(X_s^i \in]\varepsilon, M-\varepsilon])\}} \right) e^{-D(t-s)} ds \\ &\leq \frac{1}{t(x_0, M - \varepsilon)} \int_0^t \mathbb{E}_{\delta_x}(K_s^\varepsilon) e^{-D(t-s)} ds \\ &\leq \frac{1}{t(x_0, M - \varepsilon)} C_\varepsilon \hat{v}(x) \int_0^t e^{\Lambda s} e^{-D(t-s)} ds \\ &\leq \frac{1}{t(x_0, M - \varepsilon)} C_\varepsilon \hat{v}(x) e^{-Dt} \frac{e^{(\Lambda+D)t} - 1}{\Lambda + D} \\ &\leq \frac{C_\varepsilon}{t(x_0, M - \varepsilon)(\Lambda + D)} \hat{v}(x) e^{\Lambda t} \end{aligned}$$

et $\mathbb{E}_{\delta_x}(K_t^\varepsilon + M_t^\varepsilon) \leq C_\varepsilon e^{\Lambda t} \hat{v}(x)$.

D'après les Hypothèses 4.3.1, b est une fonction continue telle que $b(0) = 0$, de plus $\Lambda + D > 0$; quitte à réduire ε on peut donc supposer que $b_0 \stackrel{\text{déf}}{=} \max_{0 \leq x \leq \varepsilon} b(x) < \Lambda + D$. Soit L_t^ε le nombre d'individus dont les masses sont dans l'intervalle $]0, \varepsilon[$ au temps t . Alors L_t^ε est dominé en espérance par un processus de branchement de :

- taux de naissance b_0 ,
- taux de mort D ,
- taux d'immigration non-homogène $2\bar{b}(K_t^\varepsilon + M_t^\varepsilon)$.

Soit \bar{L}_t^ε un tel processus de condition initiale $\bar{L}_0^\varepsilon = 0$, alors

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E}_{\delta_x}(\bar{L}_t^\varepsilon) = (b_0 - D) \mathbb{E}_{\delta_x}(\bar{L}_t^\varepsilon) + 2\bar{b} \mathbb{E}_{\delta_x}(K_t^\varepsilon + M_t^\varepsilon).$$

Ainsi,

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{\delta_x}(\bar{L}_t^\varepsilon) &= e^{(b_0 - D)t} 2\bar{b} \int_0^t \mathbb{E}_{\delta_x}(K_s^\varepsilon + M_s^\varepsilon) e^{(D - b_0)s} ds \\ &\leq e^{(b_0 - D)t} 2\bar{b} C \hat{v}(x) \int_0^t e^{(\Lambda + D - b_0)s} ds \\ &\leq e^{(b_0 - D)t} 2\bar{b} C \hat{v}(x) \frac{e^{(\Lambda + D - b_0)t} - 1}{\Lambda + D - b_0} \\ &\leq 2\bar{b} C e^{\Lambda t} \hat{v}(x). \end{aligned}$$

Finalement, on obtient alors

$$\mathbb{E}_{\delta_x}(N_t) = \mathbb{E}_{\delta_x}(K_t^\varepsilon + M_t^\varepsilon + L_t^\varepsilon) \leq C e^{\Lambda t} \hat{v}(x).$$

□

4.3.2 Fitness

Lemme 4.3.10. *Pour tout $x \in]0, M[$, $(\langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle)_{t \geq 0}$ est une \mathbb{P}_{δ_x} -martingale. Si de plus $\Lambda > 0$ alors elle est bornée dans $L^2(\mathbb{P}_{\delta_x})$.*

Démonstration. La fonction \hat{v} étant $C^1([0, M])$, elle est bornée par une constante $C_{\hat{v}} > 0$. Ainsi pour tout $t \geq 0$:

$$\mathbb{E}_{\delta_x}(\langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle) \leq C_{\hat{v}} e^{-\Lambda t} \mathbb{E}_{\delta_x}(N_t)$$

qui est fini d'après le Lemme 4.1.11, donc $\langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle$ est intégrable.

Soit $s > 0$,

$$\begin{aligned}\mathbb{E}_{\delta_x} \left(\langle e^{-\Lambda(t+s)} \eta_{t+s}, \hat{v} \rangle \middle| \eta_t \right) &= \mathbb{E}_{\delta_x} \left(e^{-\Lambda(t+s)} \sum_{i=1}^{N_{t+s}} \hat{v}(X_{t+s}^i) \middle| \eta_t \right) \\ &= e^{-\Lambda(t+s)} \sum_{j=1}^{N_t} \mathbb{E}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{t+s}^j} \hat{v}(X_{t+s}^{i,j}) \middle| \eta_t \right)\end{aligned}$$

où $\{X_{t+s}^{i,j}, i = 1, \dots, N_{t+s}^j\}$ représente l'ensemble des descendants, au temps $t + s$, de l'individu X_t^j .

Par la propriété de Markov, l'indépendance des différentes lignées de $X_t^1, \dots, X_t^{N_t}$ et la Proposition (4.3.3), on a

$$\begin{aligned}\mathbb{E}_{\delta_x} \left(\langle e^{-\Lambda(t+s)} \eta_{t+s}, \hat{v} \rangle \middle| \eta_t \right) &= e^{-\Lambda(t+s)} \sum_{j=1}^{N_t} \mathbb{E}_{\eta_t} \left(\sum_{i=1}^{N_s^j} \hat{v}(X_s^{i,j}) \right) \\ &= e^{-\Lambda(t+s)} \sum_{j=1}^{N_t} \mathbb{E}_{\delta_{X_t^j}} \left(\sum_{i=1}^{N_s^j} \hat{v}(X_s^{i,j}) \right) \\ &= e^{-\Lambda(t+s)} \sum_{j=1}^{N_t} e^{\Lambda s} \hat{v}(X_t^j) \\ &= \langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle.\end{aligned}$$

Donc $\langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle$ est une martingale.

Nous suivons la démarche classique (cf. par exemple Athreya et Ney [3]) pour montrer que $\langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle$ est bornée dans L^2 si $\Lambda > 0$.

Soit $\delta > 0$, on pose pour $n \geq 0$:

$$\sigma_n(x) \stackrel{\text{def}}{=} \text{var}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{n\delta}} \hat{v}(X_{n\delta}^i) \right).$$

Par la formule de décomposition de la variance, on a :

$$\begin{aligned}\sigma_{n+1}(x) &= \mathbb{E}_{\delta_x} \left\{ \text{var}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{(n+1)\delta}} \hat{v}(X_{(n+1)\delta}^i) \middle| \eta_{n\delta} \right) \right\} \\ &\quad + \text{var}_{\delta_x} \left\{ \mathbb{E}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{(n+1)\delta}} \hat{v}(X_{(n+1)\delta}^i) \middle| \eta_{n\delta} \right) \right\}.\end{aligned}\tag{4.36}$$

On a démontré précédemment que $\langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle$ est une martingale, donc le second terme

vaut :

$$\begin{aligned} \text{var}_{\delta_x} \left\{ \mathbb{E}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{(n+1)\delta}} \hat{v}(X_{(n+1)\delta}^i) \middle| \eta_{n\delta} \right) \right\} &= \text{var}_{\delta_x} \left\{ e^{\Lambda\delta} \sum_{i=1}^{N_{n\delta}} \hat{v}(X_{n\delta}^i) \right\} \\ &= e^{2\Lambda\delta} \sigma_n(x). \end{aligned}$$

D'autre part, en utilisant l'indépendance des différentes lignées de $X_t^1, \dots, X_t^{N_t}$ et la propriété de Markov, on a :

$$\begin{aligned} \text{var}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{t+s}} \hat{v}(X_{t+s}^i) \middle| \eta_t \right) &= \text{var}_{\delta_x} \left(\sum_{j=1}^{N_t} \sum_{i=1}^{N_{t+s}^j} \hat{v}(X_{t+s}^{i,j}) \middle| \eta_t \right) \\ &= \sum_{j=1}^{N_t} \text{var}_{\delta_{X_t^j}} \left(\sum_{i=1}^{N_s} \hat{v}(X_s^i) \right). \end{aligned}$$

Or, \hat{v} est majoré par $C_{\hat{v}}$, donc :

$$\text{var}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{t+s}} \hat{v}(X_{t+s}^i) \middle| \eta_t \right) \leq C_{\hat{v}} \sum_{i=1}^{N_t} \mathbb{E}_{\delta_{X_t^i}} (N_s^2).$$

De plus, d'après le Lemme 4.1.11, il existe une constante $C_s > 0$ (dépendante de s , mais indépendante de X_t^i) telle que :

$$\mathbb{E}_{\delta_{X_t^i}} (N_s^2) < C_s.$$

Ainsi :

$$\text{var}_{\delta_x} \left(\sum_{i=1}^{N_{t+s}} \hat{v}(X_{t+s}^i) \middle| \eta_t \right) \leq C_{\hat{v}} C_s N_t.$$

On déduit donc de (4.36) que :

$$\sigma_{n+1}(x) \leq C_{\hat{v}} C_{\delta} \mathbb{E}_{\delta_x} (N_{n\delta}) + e^{2\Lambda\delta} \sigma_n(x).$$

Or d'après la Proposition 4.3.9, $\mathbb{E}_{\delta_x} (N_{n\delta}) \leq C_x e^{\Lambda n\delta}$ donc :

$$\sigma_{n+1}(x) \leq C_{\delta,x} e^{n\delta\Lambda} + e^{2\Lambda\delta} \sigma_n(x).$$

On montre facilement par récurrence que :

$$\sigma_n(x) \leq C_{\delta,x} \omega^{n-1} \frac{\omega^n - 1}{\omega - 1}$$

avec $\omega = e^{\Lambda\delta}$. Ainsi :

$$\text{var}_{\delta_x} \left(\langle e^{-\Lambda n\delta} \eta_{n\delta}, \hat{v} \rangle \right) = \omega^{-2n} \sigma_n(x) \leq C_{\delta,x} \frac{1 - \omega^{-n}}{\omega^2 - \omega}$$

qui est borné si $\omega > 1$, c'est-à-dire si $\Lambda > 0$. \square

Théorème 4.3.11. (i) Si $\Lambda > 0$ alors $\mathbb{P}_{\delta_x}(\text{survie}) > 0$, pour tout x .

(ii) Si $\Lambda < 0$ alors $\mathbb{P}_{\delta_x}(\text{survie}) = 0$, pour tout x .

Remarque 4.3.12. Les points (i) et (ii) précédents correspondent respectivement aux cas sur-critique et sous-critique du processus $(\eta_t)_{t \geq 0}$ (voir par exemple Engländer et Kypriano [22]). Par ailleurs, lorsque $\Lambda > 0$, la population décrite par le modèle réduit peut exploser pour le modèle individu-centré, il n'y a donc pas de régime quasi-stationnaire. Ce modèle simplifié diffère donc sensiblement des modèles stochastiques de dynamiques des populations qui le plus souvent présentent un régime quasi-stationnaire et une extinction en temps fini p.s., bien que nous ne l'ayons pas démontré cela est certainement le cas pour notre modèle individu-centré de chemostat. De même, lorsque $\Lambda > 0$, la solution du modèle intégro-différentiel réduit explose, il y a en revanche convergence vers un profil stationnaire.

Démonstration. D'après le Lemme 4.3.10,

$$M_t \stackrel{\text{déf}}{=} \langle e^{-\Lambda t} \eta_t, \hat{v} \rangle$$

est une martingale sous la probabilité \mathbb{P}_{δ_x} , donc pour tout $t > 0$:

$$\mathbb{E}_{\delta_x}(M_t) = \mathbb{E}_{\delta_x}(M_0) = \hat{v}(x). \quad (4.37)$$

De plus, pour tout $x \in]0, M[$, M_t est une martingale positive, sous la probabilité \mathbb{P}_{δ_x} , il existe donc une variable aléatoire intégrable \mathcal{Z} telle que :

$$M_t \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \mathcal{Z} \text{ } \mathbb{P}_{\delta_x}\text{-p.s.}$$

(i) Si $\Lambda > 0$, d'après le Lemme 4.3.10, M_t est une martingale bornée dans L^2 , donc M_t converge vers \mathcal{Z} dans L^1 sous la probabilité \mathbb{P}_{δ_x} , i.e.

$$\mathbb{E}_{\delta_x}(M_t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \mathbb{E}_{\delta_x}(\mathcal{Z}).$$

D'après (4.37), on obtient donc $\mathbb{E}_{\delta_x}(\mathcal{Z}) = \hat{v}(x) > 0$. Or l'évènement $\{\mathcal{Z} > 0\}$ est inclus dans l'évènement $\{\text{survie}\}$ donc $\mathbb{P}_{\delta_x}(\text{survie}) > 0$.

(ii) Si $\Lambda < 0$, comme $M_t = e^{-\Lambda t} \langle \eta_t, \hat{v} \rangle$ converge p.s. vers une variable intégrable, alors :

$$\langle \eta_t, \hat{v} \rangle = \sum_{i=1}^{N_t} \hat{v}(X_t^i) \xrightarrow{\text{p.s.}} 0.$$

Or $\hat{v}(x) > 0$ pour tout $x \in]0, M[$, donc pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $t_0 > 0$ tel que pour tout $t > t_0$ il n'y a plus aucun individu de masse dans l'intervalle $[\varepsilon, M - \varepsilon]$ p.s. Étudions maintenant la population sur les intervalles de masse $]M - \varepsilon, M[$ et $]0, \varepsilon[$:

a. Supposons que pour $t > t_0$, il existe un individu de masse $x_t \in]M - \varepsilon, M[$. Quitte à réduire ε , on peut supposer que $M - \varepsilon > m_{\text{div}}$. On note :

$$b_* \stackrel{\text{déf}}{=} \inf_{y \in]M - \varepsilon, M[} b(y) > 0.$$

D'après le Lemme 4.1.12, la probabilité que cet individu se divise avant d'être soutiré vaut :

$$\int_0^\infty b(A_{u_1}(x_t)) e^{-D u_1 - \int_0^{u_1} b(A_{u_2}(x_t)) du_2} du_1$$

et est minorée par la constante indépendante de t suivante :

$$\int_0^\infty b_* e^{-(D + \bar{b})u} du > 0.$$

En cas de division, au temps $u > t$, la plus petite bactérie fille appartient à l'intervalle $[\varepsilon, M/2[$ avec probabilité :

$$\int_\varepsilon^{A_u(x_t)/2} \frac{1}{A_u(x_t)} q\left(\frac{y}{A_u(x_t)}\right) dy = \int_{\varepsilon/A_u(x_t)}^{1/2} q(\alpha) d\alpha \geq \int_{\frac{\varepsilon}{M-\varepsilon}}^{1/2} q(\alpha) d\alpha.$$

Quitte à réduire ε , le minorant ci-dessous est strictement positif, ce qui contredit le fait qu'il n'y a p.s. plus aucun individu dans l'intervalle $[\varepsilon, M - \varepsilon]$. Donc finalement, pour $t > t_0$, il n'y a p.s. plus aucun individu dans l'intervalle $[\varepsilon, M]$.

b. D'après les Hypothèses 4.3.1, b est une fonction continue telle que $b(0) = 0$; quitte à réduire ε on peut donc supposer que :

$$b_0 \stackrel{\text{déf}}{=} \max_{0 \leq x \leq \varepsilon} b(x) < D.$$

Alors, pour $t > t_0$, η_t est dominé par un processus de branchement sous-critique de :

- taux de naissance b_0
- taux de mort D

donc le processus s'éteint p.s. [31, Corollaire p.272].

On en conclut donc qu'il y a extinction p.s. de la population, i.e. $\mathbb{P}_{\delta_x}(\text{survie}) = 0$.

□

4.4 Étude de la probabilité d'extinction en fonction du milieu

Le but de cette section est de montrer, sous de bonnes hypothèses, la monotonie de la probabilité d'extinction de la population mutante dans le chemostat en fonction de la concentration en substrat. Nous reprenons le modèle microscopique réduit présenté à la Section 4.1.2, dans lequel nous considérons la concentration en substrat S , supposée constante, dans laquelle la population mutante est introduite. Nous supposons ici que le taux de division est indépendant de la concentration en substrat. Le modèle considéré est donc le suivant :

Description du modèle

On considère une population d'individus, caractérisés par leurs masses $x \in [0, M]$. Chaque individu est soumis aux mécanismes suivants :

- (i) **Division** : un individu de masse x se divise, au taux $b(x)$ en deux individus αx et $(1 - \alpha)x$, où la proportion α est distribuée selon le noyau de probabilité $q(\alpha) d\alpha$.
- (ii) **Soutirage** : un individu de masse x est soutiré du chemostat au taux D .
- (iii) **Croissance** : les individus croissent en masse à vitesse $g(S, x)$:

$$\frac{d}{dt}x_t = g(S, x_t). \quad (4.38)$$

Hypothèses 4.4.1. *Nous faisons les hypothèses suivantes :*

- (i) *Le noyau q est supposé symétrique par rapport à 1/2 :*

$$q(\alpha) = q(1 - \alpha), \quad \forall \alpha \in [0, 1].$$

- (ii) *Il existe $m_{\text{div}} \in [0, M[$ et $\bar{b} > 0$ tels que :*

$$\begin{aligned} b(x) &= 0 \text{ pour } x \leq m_{\text{div}}, \\ 0 < b(x) < \bar{b} \text{ pour } x \in]m_{\text{div}}, M]. \end{aligned}$$

On suppose que le taux de division b est une fonction croissante.

- (iii) *La fonction de croissance g est croissante en la variable S :*

$$g(S^1, x) \leq g(S^2, x), \quad \forall x \in [0, M], 0 < S^1 < S^2$$

dérivable en la variable x et est telle que pour tout $x \in]0, M[$

$$\partial_x \left(\frac{g(S^1, x)}{g(S^2, x)} \right) \geq 0.$$

Nous supposons, de plus, que pour tout $S > 0$, $g(S, 0) = g(S, M) = 0$ et $g(S, x) > 0$ pour tout $x \in]0, M[$.

Les hypothèses sur la fonction de croissance g sont vérifiées, en particulier, si g est à variables séparables : $g(S, x) = \mu(S) \tilde{g}(x)$, où μ est une fonction croissante, par exemple une cinétique de Monod, et \tilde{g} telle que $\tilde{g}(0) = \tilde{g}(M) = 0$ et $\tilde{g}(x) > 0$ pour tout $x \in]0, M[$.

Pour tout $S > 0$, on note $A_t(S, \cdot)$ le flot associé à la croissance des individus dans le milieu constant S , i.e. pour tous $x \in]0, M[$ et $t \geq 0$:

$$A_t(S, x) = x + \int_0^t g(S, A_u(S, x)) du.$$

Théorème 4.4.2. *On suppose les Hypothèses 4.4.1 vérifiées. On note $p^S(x)$ la probabilité d'extinction, dans le milieu S , de la population partant d'un individu initial de masse $x \in]0, M[$. Alors :*

$$p^{S^1}(x) \geq p^{S^2}(x), \quad \forall 0 < S^1 \leq S^2.$$

Ainsi, sous les hypothèses du théorème précédent, plus la concentration en substrat est élevée dans le chemostat à l'instant où la population mutante y est introduite, plus la probabilité que cette population mutante survive dans ce milieu est élevée.

Démonstration. Pour tous $n \in \mathbb{N}^*$ et $x \in]0, M[$, on note $p_n^S(x)$ la probabilité que la population, vivant dans le milieu S , s'éteigne à la n -ième génération, sachant que l'individu initial à une masse x . Le Lemme 4.1.12 s'étend au modèle dépendant du substrat. Alors, comme pour tout $y \in]0, M[$ la fonction $S \mapsto g(S, y)$ est croissante, $A_u(S^1, x) \leq A_u(S^2, x)$ pour tout $u \geq 0$ et on a :

$$p_1^{S^1}(x) - p_1^{S^2}(x) = D \int_0^\infty e^{-Dt} \left[e^{-\int_0^t b(A_u(S^1, x)) du} - e^{-\int_0^t b(A_u(S^2, x)) du} \right] dt \geq 0.$$

La fonction $S \mapsto p_1^S(x)$ est donc décroissante pour tout $x \in]0, M[$. Soit $n \in \mathbb{N}^*$, on suppose que la fonction $S \mapsto p_n^S(x)$ est décroissante pour tout $x \in]0, M[$. Alors :

$$p_{n+1}^S(x) = p_n^S(x) + \mathbb{P}_{\delta_x}^S(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq \emptyset)$$

où τ est le premier temps de saut de la population et

$$\begin{aligned} & \mathbb{P}_{\delta_x}^S(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq 0) \\ &= \int_0^\infty \left(b(A_t(S, x)) e^{-\int_0^t b(A_u(S, x)) du - D t} \right. \\ & \quad \left. \times \int_0^1 q(\alpha) p_n^S(\alpha A_t(S, x)) p_n^S((1-\alpha) A_t(S, x)) d\alpha \right) dt \end{aligned}$$

représente la probabilité que la population, partant d'un individu de masse x et vivant dans un milieu de concentration en substrat S , s'éteigne avant la $n+1$ -ième génération et que le premier évènement soit une division.

On obtient alors la décomposition suivante :

$$p_{n+1}^S(x) = p_1^S(x) + p_{n+1}^S(x|\eta_\tau \neq 0)(1 - p_1^S(x))$$

où

$$p_{n+1}^S(x|\eta_\tau \neq 0) = \frac{\mathbb{P}_{\delta_x}^S(\text{extinction avant la } n+1\text{-ième génération} \cap \eta_\tau \neq 0)}{(1 - p_1^S(x))}$$

représente la probabilité que la population, vivant dans le milieu constant S , partant d'un individu de masse x , s'éteigne à la $(n+1)$ -ième génération sachant que le premier évènement est une division.

En utilisant le changement de variable $y = A_t(S, x)$, on obtient $dy = g(S, y) dt$, d'où

$$\begin{aligned} p_{n+1}^S(x|\eta_\tau \neq 0) &= \frac{1}{(1 - p_1^S(x))} \int_x^M \frac{b(y)}{g(S, y)} e^{-\int_x^y \frac{b(z)}{g(S, z)} dz - D A_{S, x}^{-1}(y)} \\ & \quad \int_0^1 q(\alpha) p_n^S(\alpha y) p_n^S((1-\alpha) y) d\alpha dy \end{aligned}$$

où $y \mapsto A_{S, x}^{-1}(y)$ est l'application inverse de l'application $t \mapsto A_t(S, x)$.

Le changement de variable précédent nous permet de raisonner en masse plutôt qu'en temps, permettant ainsi d'utiliser la décroissance de la fonction $x \mapsto p_n^S(x)$, pour $S > 0$, donnée par la Proposition 4.1.17.

Comme la fonction $S \mapsto p_n^S(y)$ est supposée décroissante pour tout $y \in]0, M[$, on obtient pour $0 < S^1 < S^2$:

$$p_{n+1}^{S^1}(x|\eta_\tau \neq 0) - p_{n+1}^{S^2}(x|\eta_\tau \neq 0) \geq \int_x^M h_x(y) \int_0^1 q(\alpha) p_n^{S^2}(\alpha y) p_n^{S^2}((1-\alpha) y) d\alpha dy$$

où la fonction h_x est définie pour tout $y \in [x, M[$ par

$$h_x(y) \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{1}{1 - p_1^{S^1}(x)} \frac{b(y)}{g(S^1, y)} e^{-\int_x^y \frac{b(z)}{g(S^1, z)} dz - D A_{S^1, x}^{-1}(y)} \\ - \frac{1}{1 - p_1^{S^2}(x)} \frac{b(y)}{g(S^2, y)} e^{-\int_x^y \frac{b(z)}{g(S^2, z)} dz - D A_{S^2, x}^{-1}(y)}.$$

Par le même changement de variable que précédemment, on obtient, pour $i = 1, 2$:

$$\int_x^M \frac{b(y)}{g(S^i, y)} e^{-\int_x^y \frac{b(z)}{g(S^i, z)} dz - D A_{S^i, x}^{-1}(y)} dy = \int_0^\infty b(A_t(S^i, x)) e^{-\int_0^t b(A_u(S^i, x)) du - D t} dt \\ = 1 - p_1^{S^i}(x),$$

la fonction h_x vérifie donc

$$\int_x^M h_x(y) dy = 0.$$

De plus,

$$h_x(y) = \frac{b(y)}{g(S^1, y)} \exp\left(-\int_x^y \frac{b(z)}{g(S^1, z)} dz\right) f_x(y)$$

où

$$f_x(y) \stackrel{\text{déf}}{=} 1 - \frac{1 - p_1^{S^1}(x)}{1 - p_1^{S^2}(x)} \frac{g(S^1, y)}{g(S^2, y)} \exp\left(\int_x^y b(z) \left(\frac{1}{g(S^1, z)} - \frac{1}{g(S^2, z)}\right) dz + D (A_{S^1, x}^{-1}(y) - A_{S^2, x}^{-1}(y))\right).$$

En posant $t = A_{S, x}^{-1}(y)$, on obtient $dt = \partial_y (A_{S, x}^{-1}(y)) dy$. On a également, $y = A_t(S, x)$, d'où $dy = g(S, A_t(S, x)) dt = g(S, y) dt$. On en déduit ainsi que :

$$\partial_y (A_{S, x}^{-1}(y)) = \frac{1}{g(S, y)}$$

donc pour tout $y \in [x, M[$, d'après l'Hypothèse 4.4.1 (iii) :

$$f'_x(y) = -\frac{1 - p_1^{S^1}(x)}{1 - p_1^{S^2}(x)} \left[\partial_y \left(\frac{g(S^1, y)}{g(S^2, y)} \right) + \frac{g(S^1, y)}{g(S^2, y)} (b(y) + D) \left(\frac{1}{g(S^1, y)} - \frac{1}{g(S^2, y)} \right) \right] \\ \times \exp\left(\int_x^y b(z) \left(\frac{1}{g(S^1, z)} - \frac{1}{g(S^2, z)}\right) dz + D (A_{S^1, x}^{-1}(y) - A_{S^2, x}^{-1}(y))\right) \\ \leq 0.$$

De plus,

$$f_x(x) = 1 - \frac{1 - p_1^{S^1}(x)}{1 - p_1^{S^2}(x)} \frac{g(S^1, x)}{g(S^2, x)} \geq 0.$$

Ainsi, $h_x(x) \geq 0$, h_x est du même signe que f_x qui est décroissante et $\int_x^M h_x(y) dy = 0$, donc il existe $y^* \in [x, M[$ tel que

- $h_x(y) \geq 0$ pour tout $y \leq y^*$
- $h_x(y) \leq 0$ pour tout $y \geq y^*$.

D'après la Proposition 4.1.17, pour tout $S^2 > 0$ fixé, la fonction $y \mapsto p_n^{S^2}(y)$ est décroissante. Comme la fonction h_x est positive sur l'intervalle $[x, y^*]$, alors :

$$\begin{aligned} \int_x^{y^*} h_x(y) \int_0^1 q(\alpha) p_n^{S^2}(\alpha y) p_n^{S^2}((1-\alpha)y) d\alpha dy \\ \geq \int_0^1 q(\alpha) p_n^{S^2}(\alpha y^*) p_n^{S^2}((1-\alpha)y^*) d\alpha \int_x^{y^*} h_x(y) dy. \end{aligned}$$

De la même manière, la fonction h_x étant négative sur $[y^*, M]$:

$$\begin{aligned} \int_{y^*}^M h_x(y) \int_0^1 q(\alpha) p_n^{S^2}(\alpha y) p_n^{S^2}((1-\alpha)y) d\alpha dy \\ \geq \int_0^1 q(\alpha) p_n^{S^2}(\alpha y^*) p_n^{S^2}((1-\alpha)y^*) d\alpha \int_{y^*}^M h_x(y) dy. \end{aligned}$$

Ainsi :

$$\begin{aligned} p_{n+1}^{S^1}(x|\eta_\tau \neq 0) - p_{n+1}^{S^2}(x|\eta_\tau \neq 0) \\ \geq \int_0^1 q(\alpha) p_n^{S^2}(\alpha y^*) p_n^{S^2}((1-\alpha)y^*) d\alpha \int_x^M h_x(y) dy = 0 \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} p_{n+1}^{S^1}(x) - p_{n+1}^{S^2}(x) &= p_1^{S^1}(x) + p_{n+1}^{S^1}(x|\eta_\tau \neq 0) (1 - p_1^{S^1}(x)) \\ &\quad - p_1^{S^2}(x) - p_{n+1}^{S^2}(x|\eta_\tau \neq 0) (1 - p_1^{S^2}(x)) \\ &\geq (p_1^{S^1}(x) - p_1^{S^2}(x)) (1 - p_{n+1}^{S^2}(x|\eta_\tau \neq 0)) \\ &\geq 0. \end{aligned}$$

La fonction $S \mapsto p_{n+1}^S(x)$ est donc décroissante.

De plus, pour tous $x \in]0, M[$ et $S > 0$, la suite $(p_n^S(x))_{n \in \mathbb{N}^*}$ est croissante et majorée par 1; elle est donc convergente, de limite $p^S(x)$. En passant à la limite, on obtient finalement :

$$p^{S^1}(x) - p^{S^2}(x) = \lim_{n \rightarrow \infty} (p_n^{S^1}(x) - p_n^{S^2}(x)) \geq 0.$$

□

Le problème aux valeurs propres (4.30)-(4.31), s'étend à la prise en compte du milieu S . On étend les définitions des opérateurs \mathcal{G} et \mathcal{G}^* :

$$\mathcal{G}_S f(x) \stackrel{\text{déf}}{=} -\partial_x(g(S, x) f(x)) - (D + b(x)) f(x) + 2 \int_0^M \frac{b(z)}{z} q\left(\frac{x}{z}\right) f(z) dz.$$

$$\mathcal{G}_S^* f(x) \stackrel{\text{déf}}{=} -(D + b(x)) f(x) + g(S, x) \partial_x f(x) + 2 b(x) \int_0^1 q(\alpha) \phi(\alpha x) d\alpha.$$

et on considère le problème aux valeurs propres suivant :

$$\mathcal{G} \hat{u}_S(x) = \Lambda_S \hat{u}_S(x), \quad \mathcal{G}^* \hat{v}_S(x) = \Lambda_S \hat{v}_S(x) \quad (4.39a)$$

$$g(S, 0) \hat{u}_S(0) = 0, \quad D + \Lambda_S > 0, \quad \hat{u}_S(x) \geq 0, \quad \int_0^M \hat{u}_S(x) dx = 1, \quad (4.39b)$$

$$\hat{v}_S(x) \geq 0, \quad \int_0^M \hat{v}_S(x) \hat{u}_S(x) dx = 1. \quad (4.39c)$$

On étend l'Hypothèse 4.2.1 au problème aux valeurs propres dépendant de la concentration en substrat S :

Hypothèse 4.4.3. *Pour tout $S > 0$, nous supposons que le système (4.39) admet une solution $(\hat{u}_S, \hat{v}_S, \Lambda_S)$ telle que $\hat{u}_S, \hat{v}_S \in C^1([0, M])$.*

D'après le Théorème 4.3.11, on obtient alors le corollaire suivant sur la valeur propre Λ_S :

Corollaire 4.4.4. *Sous les Hypothèses 4.4.1 et 4.4.3, on a le résultat suivant :*

- (i) *S'il existe $S_1 > 0$ tel que $\Lambda_{S_1} > 0$, alors $\Lambda_{S_2} \geq 0$ pour tout $S_2 > S_1$;*
- (ii) *S'il existe $S_1 > 0$ tel que $\Lambda_{S_1} < 0$, alors $\Lambda_{S_2} \leq 0$ pour tout $S_2 < S_1$.*

Chapitre 5

Simulations

5.1 Simulations des modèles de chemostat

Nous présentons les simulations des quatre modèles introduits au Chapitre 2 : le modèle individu-centré (IBM) (2.10), le modèle d'équations intégro-différentielles (EID) (2.4)-(2.5), le modèle classique du chemostat représenté par le système d'équations différentielles ordinaires (EDO) (2.1)-(2.2) et le processus de naissance et mort (PNM) (2.8)-(2.9).

En fonction des paramètres des modèles et des conditions initiales, ces modèles peuvent avoir des comportements similaires ou très différents. Le but de ce chapitre est de comparer numériquement ces modèles afin de comprendre dans quels cas ils diffèrent.

Les simulations du PNM et de l'IBM sont réalisées respectivement à l'aide des Algorithmes 2.1 et 2.2. La résolution du système d'équations intégro-différentielles est faite en suivant le schéma numérique donné en Section 5.1.1, avec un pas de discrétisation dans l'espace des masses de $\Delta x = 5 \times 10^{-14}$ mg et un pas de discrétisation en temps de $\Delta t = 0.00125$ h. L'intégration numérique de l'EDO (2.1)-(2.2) ne présente pas de difficulté et est réalisée par la fonction `odeint` du module `scipy.integrate` de Python avec les paramètres par défaut.

5.1.1 Discrétisation du chemostat intégro-différentiel

Afin de résoudre numériquement l'équation intégro-différentielle (2.5) du système couplé (2.4)-(2.5), c'est-à-dire la version forte de (3.8), nous faisons appel à un schéma aux différences finies décentré “upwind” classique pour approcher le terme de transport (2.5) ce qui permet de respecter sa nature conservative [53]. Ce schéma présente certaines qualités notamment de stabilité mais reste à l'ordre 1, la petite diffusion numérique qu'engendre ce schéma n'est pas gênant dans notre application. En temps, nous faisons appel à un simple

schéma d'Euler explicite, en effet notre but n'a pas été de proposer une approximation sophistiquée de (2.5), de nombreuses améliorations pourraient être envisagées.

On se donne un pas de temps Δt et un pas de masse $\Delta x = L/I$, où $I \in \mathbb{N}^*$. On discrétise alors le temps et l'espace des masses de la manière suivante :

$$t_n = n \Delta t, \quad x_i = i \Delta x.$$

On définit les approximations suivantes :

$$r_{n,i} \simeq r_{t_n}(x_i), \quad s_n \simeq S_{t_n}.$$

Pour le temps nous utilisons un schéma d'Euler explicite, pour l'espace un schéma décentré ("upwind"). On utilise le schéma couplé suivant :

$$\begin{aligned} \frac{r_{n+1,i} - r_{n,i}}{\Delta t} &= -g(s_n, x_i) \frac{r_{n,i} - r_{n,i-1}}{\Delta x} - \frac{\partial}{\partial x} g(s_n, x_i) r_{n,i} \\ &\quad - (b(s_n, x_i) + D) r_{n,i} + 2 \Delta x \sum_{j=1}^I \frac{b(s_n, x_j)}{x_j} q\left(\frac{x_i}{x_j}\right) r_{n,j}, \\ \frac{s_{n+1} - s_n}{\Delta t} &= D (s_{\text{in}} - s_n) - \frac{k}{V} \Delta x \sum_{j=1}^I g(s_n, x_j) r_{n,j} \end{aligned}$$

pour $n \in \mathbb{N}$ et $i = 1, \dots, I$, avec la condition au bord :

$$r_{n+1,0} = 0$$

et les conditions initiales $r_{0,i}$ et s_0 données.

On obtient donc :

$$\begin{aligned} r_{n+1,i} &= r_{n,i} + \Delta t \left(-g(s_n, x_i) \frac{r_{n,i} - r_{n,i-1}}{\Delta x} - \frac{\partial}{\partial x} g(s_n, x_i) r_{n,i} \right. \\ &\quad \left. - (b(s_n, x_i) + D) r_{n,i} + 2 \Delta x \sum_{j=1}^I \frac{b(s_n, x_j)}{x_j} q\left(\frac{x_i}{x_j}\right) r_{n,j} \right), \\ s_{n+1} &= s_n + \Delta t \left(D (s_{\text{in}} - s_n) - \frac{k}{V} \Delta x \sum_{j=1}^I g(s_n, x_j) r_{n,j} \right) \end{aligned}$$

pour $n \in \mathbb{N}$ et $i = 1, \dots, I$ avec la condition au bord $r_{n+1,0} = 0$ et les conditions initiales $r_{0,i}$ et s_0 données.

5.1.2 Paramètres de simulation

Pour les simulations effectuées dans cette partie, nous supposons que pour une concentration en substrat fixée, la croissance bactérienne est donnée par une fonction de Gompertz. De plus, nous considérons que le taux de croissance spécifique de la population dépend de la concentration en substrat et suit une loi de Monod :

$$g(s, x) = r_{\max} \frac{s}{k_r + s} \log\left(\frac{M}{x}\right) x \leq r_{\max} \log\left(\frac{M}{x}\right) x \quad (5.1)$$

où r_{\max} est le taux de croissance spécifique maximal de la population, k_r est la constante de demi-saturation et M est la masse maximale d'un individu.

Nous supposons qu'un individu ne peut pas se diviser en dessous d'une certaine masse m_{div} . Pour les simulations, nous considérons le taux de division croissant suivant :

$$b(s, x) = b(x) = \frac{\bar{b}}{\log((M - m_{\text{div}}) p_b + 1)} \log((x - m_{\text{div}}) p_b + 1) 1_{\{x \geq m_{\text{div}}\}} \quad (5.2)$$

où $p_b > 0$ est un paramètre de courbure de la fonction. Une fonction particulière est représentée à la Figure 5.1.

La proportion α du noyau de division $Q(d\alpha) = q(\alpha) d\alpha$ suit une loi beta symétrique :

$$q(\alpha) = \frac{1}{B(p_\beta)} (\alpha (1 - \alpha))^{p_\beta - 1}$$

où $B(p_\beta) = \int_0^1 (\alpha (1 - \alpha))^{p_\beta - 1} d\alpha$ est la constante de normalisation du noyau.

Sauf mention contraire, la distribution initiale des individus est donnée par la densité de probabilité suivante :

$$d(x) = \frac{1}{C_d} \left(\frac{x - 0.5 \times 10^{-10}}{0.25 \times 10^{-10}} \left(1 - \frac{x - 0.5 \times 10^{-10}}{0.25 \times 10^{-10}} \right) \right)^5 1_{\{0.5 \times 10^{-10} < x < 0.75 \times 10^{-10}\}} \quad (5.3)$$

où C_d est une constante de normalisation. Elle est représentée à la Figure 5.2 (gauche).

Cette densité initiale en masse fera apparaître un phénomène transitoire qui ne peut être reproduit par le modèle classique du chemostat décrit à l'aide des équations différentielles (2.1)-(2.2), comme présenté à la Figure 5.6.

5.1.3 Comparaison de l'IBM et de l'EID

Nous illustrons la convergence de l'IBM vers le modèle EID. Pour cela nous faisons varier le volume du chemostat et le nombre d'individus à l'instant initial de manière proportionnelle. Nous réalisons des simulations à trois échelles de taille de population :

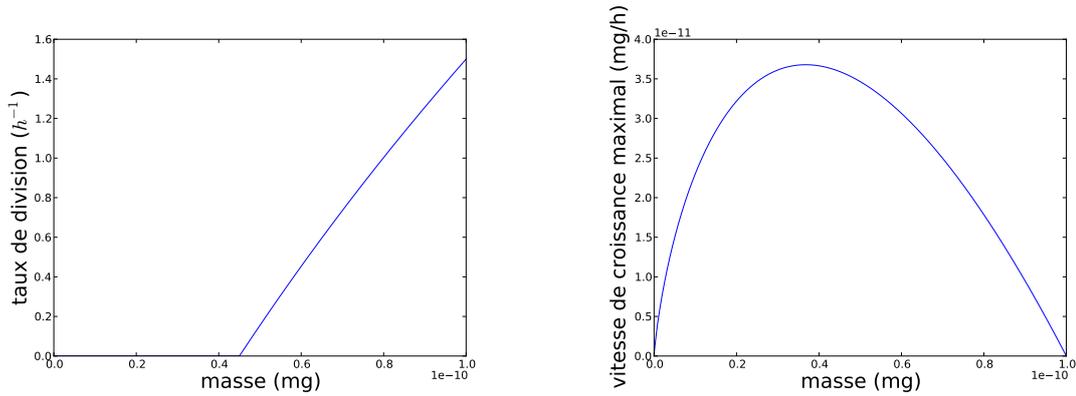


Figure 5.1 – ► (Gauche) Taux de division $b(x)$ défini par (5.2) avec $\bar{b} = 1.5 \text{ h}^{-1}$, $m_{\text{div}} = 0.45 \times 10^{-10} \text{ mg}$ et $p_b = 6 \times 10^9$. ► (Droite) Vitesse de croissance maximale pour la vitesse de croissance de Gompertz (5.1) avec $r_{\text{max}} = 1.0 \text{ h}^{-1}$, $M = 1.0 \times 10^{-10} \text{ mg}$ (à savoir le terme de droite de l'inégalité (5.1)).

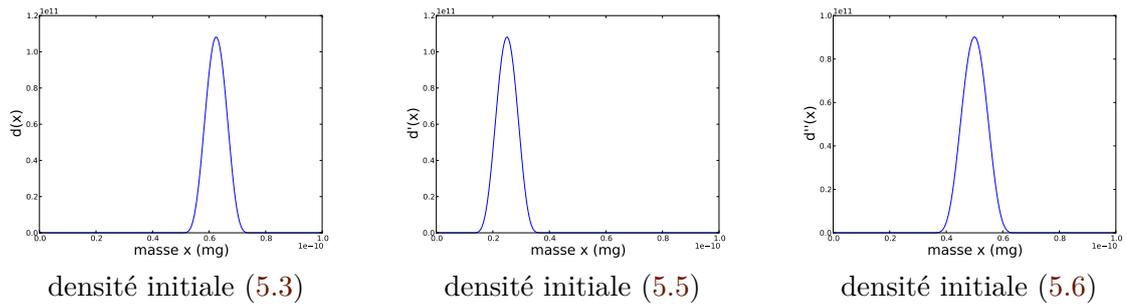


Figure 5.2 – Densité initiale d (gauche), d' (milieu) et d'' (droite) définies respectivement par les équations (5.3), (5.5) et (5.6)

- (i) petite taille : $V = 0.05 \times 10^{-7} \text{ l}$ et $N_0 = 100$,
- (ii) taille moyenne : $V = 0.5 \times 10^{-7} \text{ l}$ et $N_0 = 1000$,
- (iii) grande taille : $V = 5 \times 10^{-7} \text{ l}$ et $N_0 = 10000$.

Les distributions initiales des masses d'individus sont données par la même fonction d définie par (5.3), de sorte que les concentrations initiales en biomasse sont identiques pour les trois jeux de paramètres. Les volumes considérés dans ces simulations correspondent à des volumes de micro-chemostats [32].

Pour chacun des trois cas, nous simulons 100 réalisations indépendantes de l'IBM afin d'observer une réduction de la variance quand nous augmentons le nombre de bactéries dans le chemostat. L'IDE est approchée numériquement par le schéma aux différences finies détaillé en Section 5.1.1. Les paramètres du modèle sont donnés dans la Table 5.1.

| Paramètres | Valeurs |
|------------------|-----------------------------------|
| S_0 | 6 mg/l |
| s_{in} | 10 mg/l |
| D | 0.25 h^{-1} |
| M | $1.0 \times 10^{-10} \text{ mg}$ |
| m_{div} | $0.45 \times 10^{-10} \text{ mg}$ |
| \bar{b} | 1.5 h^{-1} |
| p_b | 6×10^9 |
| p_β | 10 |
| r_{max} | 1 h^{-1} |
| k_r | 6 mg/l |
| k | 1 |

Tableau 5.1 – Paramètres de simulation.

La convergence de l'IBM vers l'EID est clairement illustrée dans les Figures 5.3 et 5.4. Les variances des évolutions des concentrations en biomasse et en substrat ainsi que la variance relative du nombre d'individus diminuent lorsque l'on augmente de nombre d'individus (voir Figure 5.3). Les distributions normalisées en masse aux temps $t = 1, 3$ et 80 (h) sont représentées à la Figure 5.4 pour les petite, moyenne et grande tailles de population. Nous avons adapté le nombre de classes des histogrammes représentant les distributions d'individus des IBM afin de rendre le résultat plus visible.

La solution normalisée de l'EID (2.4)-(2.5) est représentée à la Figure 5.5. Elle correspond à l'évolution en temps des distributions en masses normalisées. Nous n'avons représenté la simulation que sur un petit intervalle de temps afin d'illustrer un phénomène transitoire dû au choix de la répartition initiale : à l'instant initial, la distribution est donnée par la fonction (5.3). Ensuite elle devient bimodale. Le mode inférieur correspond aux bactéries issues de la division d'individus plus gros. Le mode supérieur représente les bactéries de la distribution initiale avant leur division ou leur soutirage. Ainsi le mode supérieur est amené à disparaître rapidement par division ou soutirage. L'IBM rend compte de ce phénomène (voir Figure 5.4). En revanche le modèle EDO classique de chemostat (2.1)-(2.2) ne peut pas rendre compte de ce phénomène.

En conclusion l'IBM converge vers l'EID en grande population et la variabilité autour du modèle asymptotique est relativement importante en petite ou moyenne taille de population. Noter qu'il n'y a aucune raison pour que l'EID corresponde à la moyenne de l'IBM, à cause de la corrélation entre les individus.

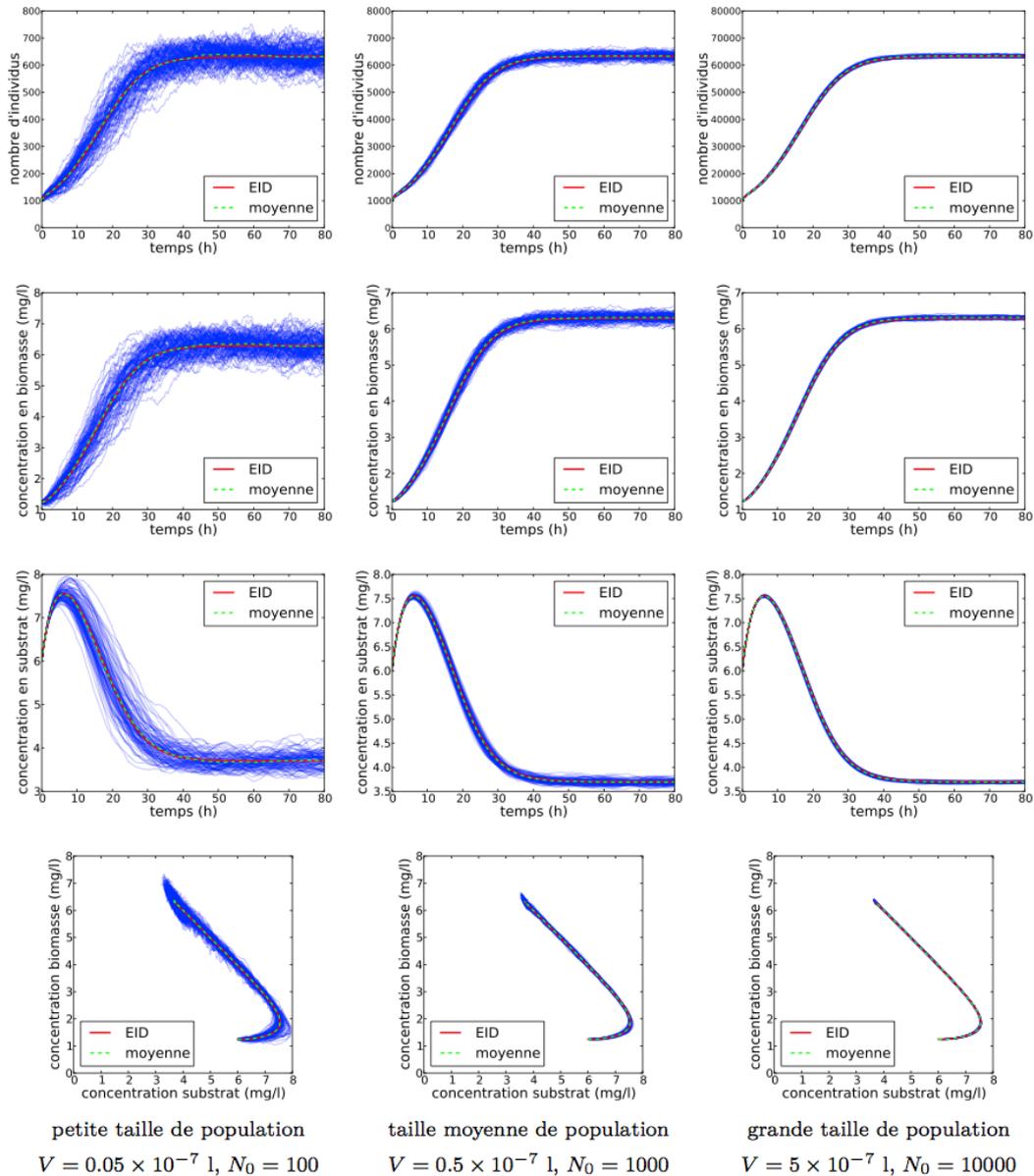


Figure 5.3 – Du haut vers le bas : évolutions de la taille de population, de la concentration en biomasse, de la concentration en substrat et portrait de phase en concentrations pour les trois niveaux de taille de population (de gauche à droite : petite, moyenne et grande). Les courbes bleues représentent les trajectoires de 100 réalisations indépendantes de l'IBM. La courbe verte représente la moyenne des réalisations de l'IBM. La courbe rouge représente la solution de l'équation intégré-différentielle. Les paramètres sont donnés dans la Table 5.1.

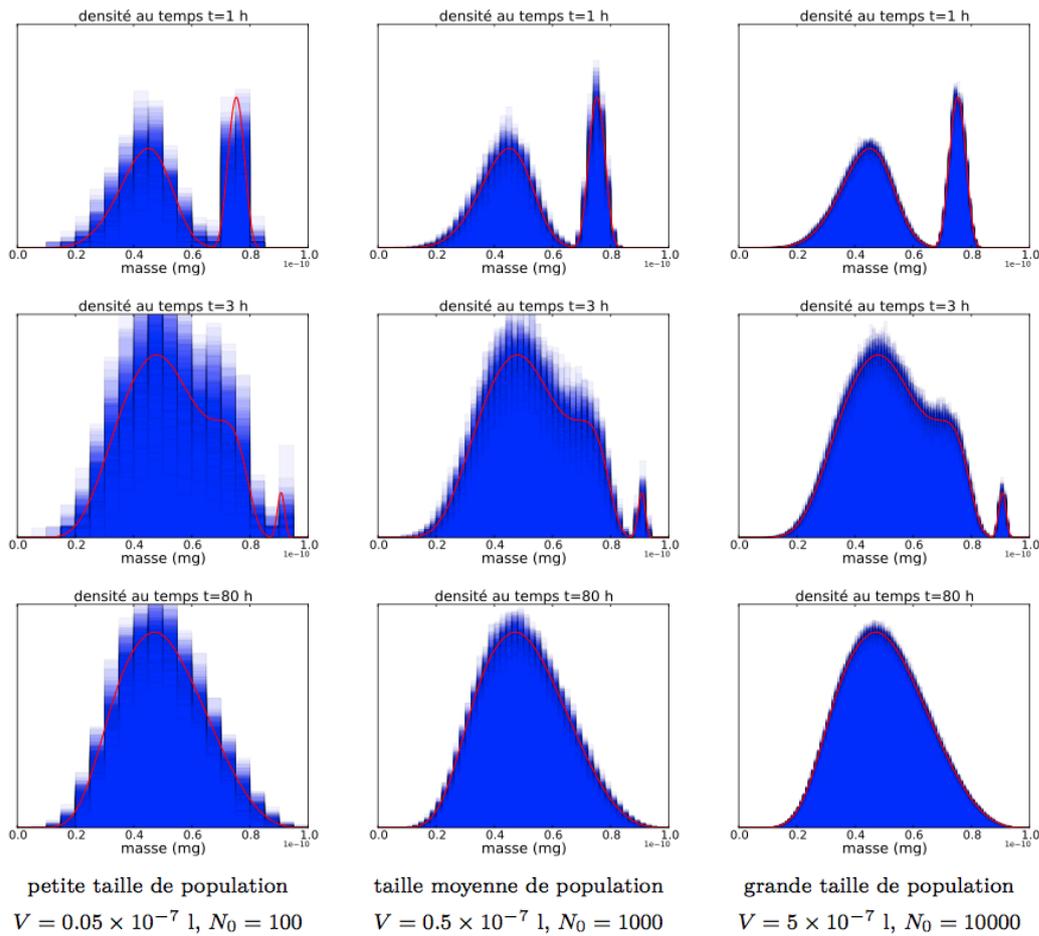


Figure 5.4 – Répartition en masse pour les temps $t = 1$ h (haut), $t = 3$ h (milieu) and $t = 80$ h (bas) en petite (gauche), moyenne (milieu) et grande (droite) taille de population. Pour chaque graphique, les histogrammes bleus représentent les répartitions en masse des individus pour 100 réalisations indépendantes de l'IBM. Pour tracer l'histogramme nous avons dû adapter le nombre de classes selon la taille de la population. La courbe rouge représente la répartition en masse donnée par l'équation intégro-différentielle. Les paramètres sont donnés dans la Table 5.1. À nouveau on constate la convergence de l'IBM vers la solution de l'EID en grande population.

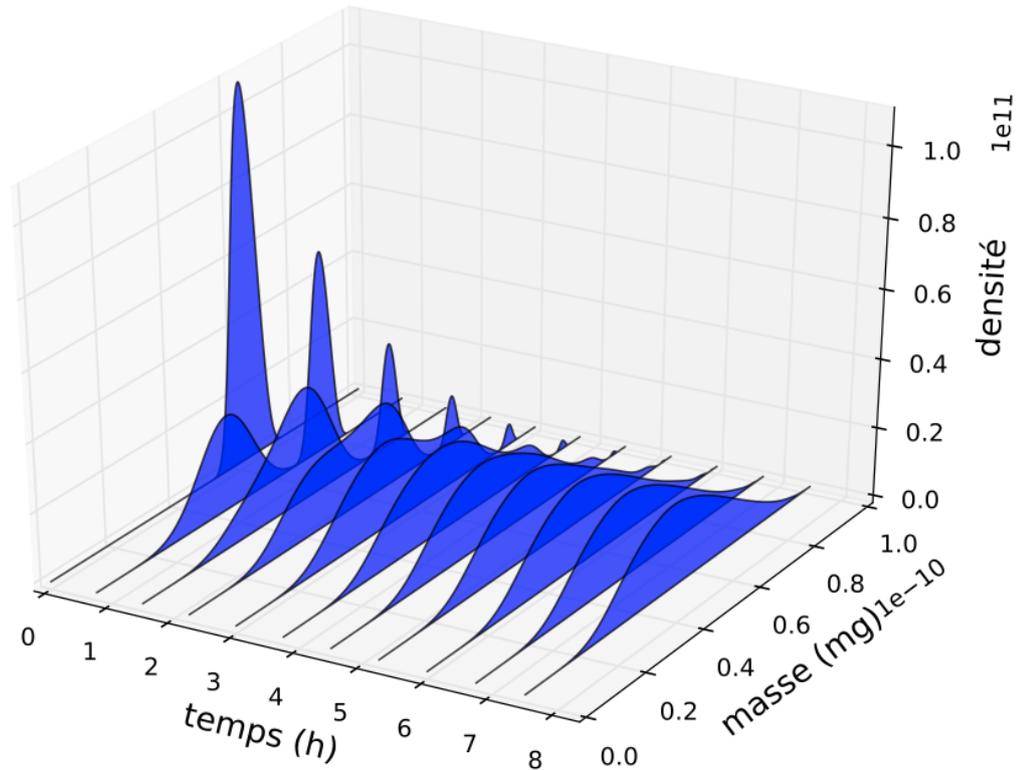


Figure 5.5 – Évolution de la répartition en masse normalisée pour l’EID (2.4)-(2.5). Nous ne présentons la simulation que jusqu’au temps $T = 8$ (h) afin d’illustrer le phénomène transitoire dû au choix de la répartition initiale (5.3). Après quelques itérations en temps cette répartition devient bimodale, le mode supérieur croît en masse et disparaît avant $T = 8$ (h).

5.1.4 Comparaison de l’IBM, de l’EID et de l’EDO

Nous comparons maintenant l’IBM et l’EID au modèle classique du chemostat décrit par le système EDO (2.1)-(2.2).

La principale différence entre ces deux types de modèle est que d’une part les modèles sont structurés en masse (IBM et EID) et d’autre part le modèle décrit uniquement les évolutions des concentrations en biomasse et en substrat (EDO).

Dans un premier temps, nous présentons des simulations pour lesquelles nous changeons uniquement la distribution initiale des individus. Nous considérons trois distributions : pour deux d’entre elles l’IBM et l’EID présentent des comportements ne pouvant pas être reproduits par l’EDO.

Dans un second temps, nous présentons des résultats avec un taux de division b particulier faisant apparaître des oscillations dans les évolutions des concentrations en biomasse et en substrat pour l'IBM et l'EID ; phénomène qui ne peut également pas être reproduit par l'EDO.

Le modèle de croissance de l'IBM et l'EID est de type Monod, nous prenons donc également une cinétique de Monod pour le modèle EDO :

$$\mu(S) = \mu_{\max} \frac{S}{K_s + S}. \quad (5.4)$$

Les paramètres μ_{\max} et K_s de cette loi de Monod ne sont pas donnés dans le modèle initial, nous faisons donc appel à une méthode des moindres carrés afin de calculer les paramètres μ_{\max} and K_s qui minimisent la distance quadratique entre $(S_t, X_t)_{t \leq T}$ donné par le modèle (2.1)-(2.2) et $(\bar{S}_t, \bar{X}_t)_{t \leq T}$, où \bar{S}_t et \bar{X}_t sont les moyennes des variables S_t et :

$$X_t = \frac{1}{V} \int_0^M x \nu_t(x) dx$$

données par l'IBM (2.10). La distance quadratique est pondérée par la variance des IBM.

| Paramètres | Valeurs |
|------------------|--------------------------|
| S_0 | 5 mg/l |
| s_{in} | 10 mg/l |
| D | 0.2 h ⁻¹ |
| M | 1.0×10^{-10} mg |
| m_{div} | 0.4×10^{-10} mg |
| \bar{b} | 1 h ⁻¹ |
| p_b | 10×10^9 |
| p_β | 7 |
| r_{\max} | 1 h ⁻¹ |
| k_r | 10 mg/l |
| k | 1 |

Tableau 5.2 – Paramètres de simulation.

La figure 5.6 représente les évolutions du nombre d'individus, des concentrations en biomasse et en substrat et les trajectoires dans l'espace des phases pour 60 simulations indépendantes d'IBM et pour l'EID avec les paramètres de la Table 5.2 et différentes densités initiales. Le nombre initial d'individus N_0 est adapté de sorte que les concentrations initiales moyennes soient identiques dans les trois cas.

Nous considérons dans un premier temps une simulation avec la densité initiale $d(x)$ définie par (5.3). Avec cette densité initiale, l'IBM et l'EID présentent un phénomène

transitoire décrit dans la section précédente et illustré dans les Figures 5.5 et 5.4. La Figure 5.6 (gauche) montre une différence importante entre l'IBM et l'EID d'une part et l'EDO d'autre part, ce dernier modèle ne pouvant rendre compte du phénomène transitoire. Dans les deux premiers modèles, les bactéries individuelles sont lessivées uniformément et indépendamment de leur masse (une bactérie de forte masse a la même probabilité de lessivage qu'une bactérie de faible masse) et comme l'état initial $d(x)$ présente une proportion importante de bactéries de masse importante, on constate une décroissance de la biomasse au début de la simulation. L'EDO n'est naturellement pas en mesure de rendre compte de ce phénomène.

Inversement, si nous choisissons une densité initiale qui charge les faibles masses, comme la suivante :

$$d'(x) = \frac{1}{C_{d'}} \left(\frac{x - 0.125 \times 10^{-10}}{0.25 \times 10^{-10}} \left(1 - \frac{x - 0.125 \times 10^{-10}}{0.25 \times 10^{-10}} \right) \right)^5 \mathbb{1}_{\{0.125 \times 10^{-10} < x < 0.375 \times 10^{-10}\}} \quad (5.5)$$

où $C_{d'}$ est une constante de normalisation, nous observons une importante croissance de la biomasse et une importante décroissance du nombre d'individus au début de la simulation pour l'IBM et l'IDE (voir Figure 5.6 (milieu)). Ce phénomène est dû au fait qu'au début de la simulation, les individus ont une masse trop faible pour se diviser (d'où la décroissance du nombre d'individus), mais avec une forte "vitesse de croissance" (voir Figure 5.1).

Au début de la simulation des IBMs, on remarque que l'aléa est très faible. La méthode des moindres carrés pondérés par la variance donne donc une EDO qui a une très forte croissance de la concentration en biomasse et une forte décroissance de la concentration en substrat près de l'instant initial, mais l'état stationnaire de l'EDO (courbe noire) ne correspond pas à l'état quasi-stationnaire de l'IBM ou l'état stationnaire de l'EID. Noter qu'avec cette distribution, il est peu réaliste d'ajuster un modèle EDO classique de chemostat sur l'IBM ; en effet il n'est pas possible pour ce modèle d'avoir un comportement similaire à celui de l'IBM, ce qui entraîne des valeurs irréalistes pour les paramètres du chemostat (voir la légende de la Figure 5.6). Si nous donnons un poids plus important à l'état quasi-stationnaire (entre $t = 40$ h et $t = 80$ h), nous obtenons une EDO (courbe magenta) avec un état stationnaire qui correspond à l'état quasi-stationnaire de l'IBM, mais avec une importante différence à l'état transitoire.

Ces phénomènes n'apparaissent plus lorsqu'on fait appel à la densité suivante :

$$d''(x) = \frac{1}{C_{d''}} \left(\frac{x - 0.35 \times 10^{-10}}{0.3 \times 10^{-10}} \left(1 - \frac{x - 0.35 \times 10^{-10}}{0.3 \times 10^{-10}} \right) \right)^5 1_{\{0.35 \times 10^{-10} < x < 0.65 \times 10^{-10}\}} \quad (5.6)$$

où $C_{d''}$ est une constante de normalisation. En effet, d'après la Figure 5.6 (droite), les différents modèles sont comparables, notamment l'EDO et l'EID correspondent sensiblement.

La Figure 5.7 montre des simulations avec le taux de division suivant qui ne dépend pas de s :

$$b(s, x) = \bar{b} 1_{\{x \geq m_{\text{div}}\}} \quad (5.7)$$

avec $\bar{b} = 5 \text{ h}^{-1}$, $m_{\text{div}} = 0.5 \times 10^{-10} \text{ mg}$ et le paramètre du noyau de division $p_{\beta} = 100$.

On observe des oscillations dans les évolutions des concentrations en biomasse et en substrat pour l'IBM et l'EID, qui ne peuvent être représentées par l'EDO. Ces oscillations sont dues à la distribution qui reste bimodale avec une alternation de la plus forte densité entre le mode supérieur et le mode inférieur (voir Figure 5.8). Quand le mode inférieur a une densité plus forte que le mode supérieur, il y a une forte proportion d'individus qui croissent rapidement, ce qui entraîne une croissance de la concentration en biomasse et une décroissance de la concentration en substrat. Lorsque le mode supérieur a une plus forte densité que le mode inférieur, il y a une forte proportion d'individus avec une faible vitesse de croissance, on observe alors une décroissance de la concentration en biomasse et une croissance de la concentration en substrat, dues au soutirage des individus.

5.1.5 Étude du lessivage

L'une des principales différences entre les modèles déterministes et les modèles stochastiques réside dans leur faculté à rendre compte du lessivage (ou de l'extinction de la population dans le cas d'un écosystème). Lorsque le taux de dilution D est suffisamment faible, les solutions de l'EDO (2.1)-(2.2) et de l'EID (2.4)-(2.5) convergent vers un point d'équilibre de biomasse strictement positive. En fait, le lessivage (biomasse nulle) est un point d'équilibre instable et, en dehors de ce point, l'espace des phases correspond à un bassin d'attraction conduisant à une solution avec une biomasse strictement positive. En revanche, d'après la Figure 5.9, parmi les 1000 réalisations indépendantes de l'IBM, 111 d'entre elles conduisent au lessivage avant le temps $t = 1000 \text{ h}$; ainsi la probabilité de lessivage à cet instant est approximativement de 11%.

L'EDO 1 est ajustée sur les 1000 réalisations de l'IBM. On remarque que la solution a

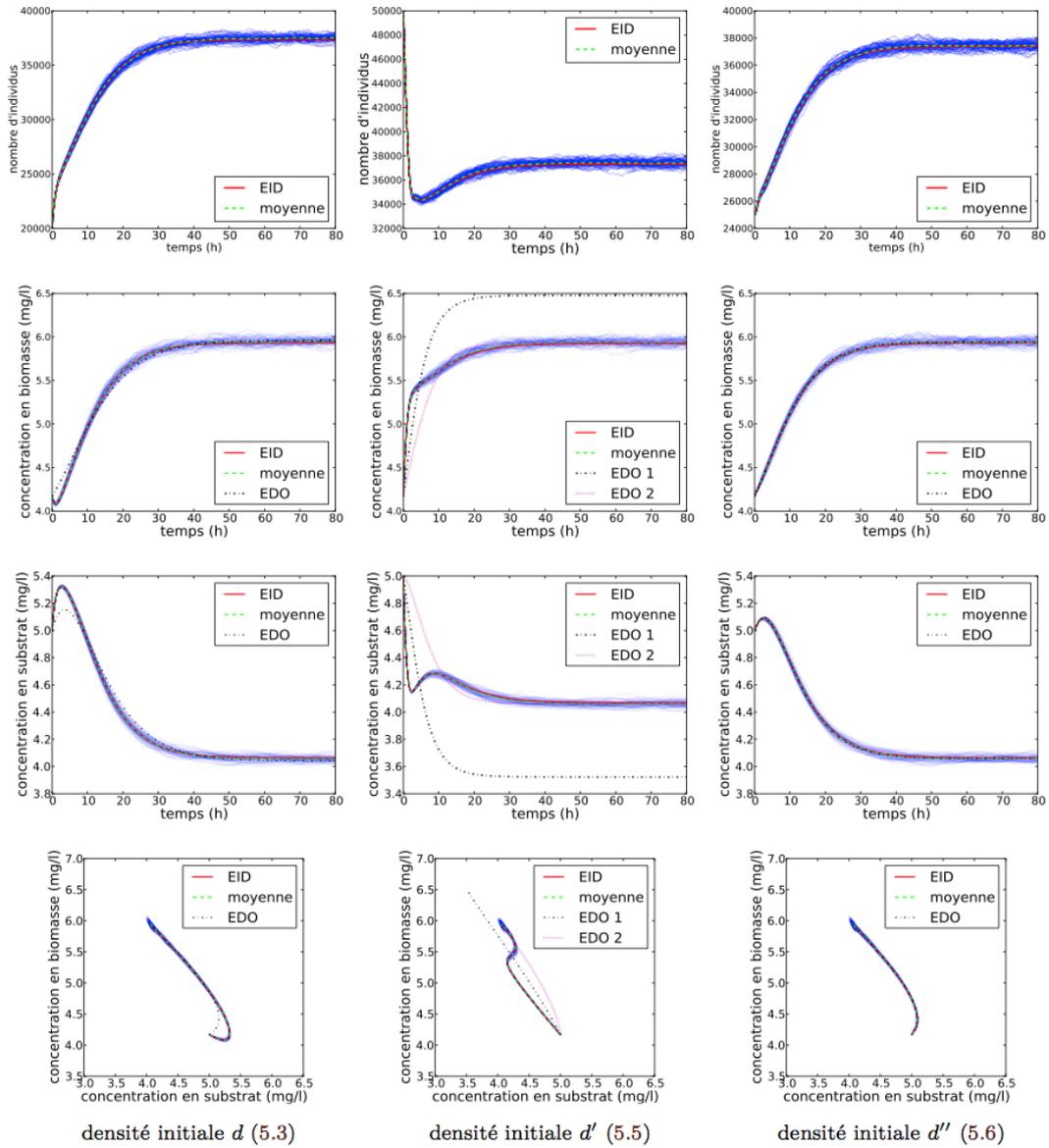


Figure 5.6 – Du haut vers le bas : Évolutions du nombre d’individus, des concentrations en biomasse et en substrat et trajectoires dans l’espace des phases selon les répartitions initiales en masse (5.3) (gauche), (5.5) (milieu) et (5.6) (droite). En bleu : les trajectoires de 60 simulations indépendantes d’IBM simulées avec $V = 3 \times 10^{-7}$ l et $N_0 = 20000$ (gauche), $N_0 = 50000$ (milieu) et $N_0 = 25000$ (droite). En vert : la moyenne des réalisations de l’IBM. En rouge : la solution de l’EID (2.4)-(2.5). En noir : la solution du système (2.1)-(2.2). Cette dernière est ajustée par une méthode des moindres carrés sur l’IBM. Les paramètres de la loi de Monod (5.4) sont $\mu_{\max} = 0.329$ mg/l and $K_s = 2.603$ h $^{-1}$ (gauche), $\mu_{\max} = 11.556$ mg/l et $K_s = 200.0$ h $^{-1}$ pour EDO1 et $\mu_{\max} = 9.288$ mg/l et $K_s = 184.547$ h $^{-1}$ pour EDO2 (milieu), $\mu_{\max} = 0.397$ mg/l et $K_s = 3.991$ h $^{-1}$ (droite).

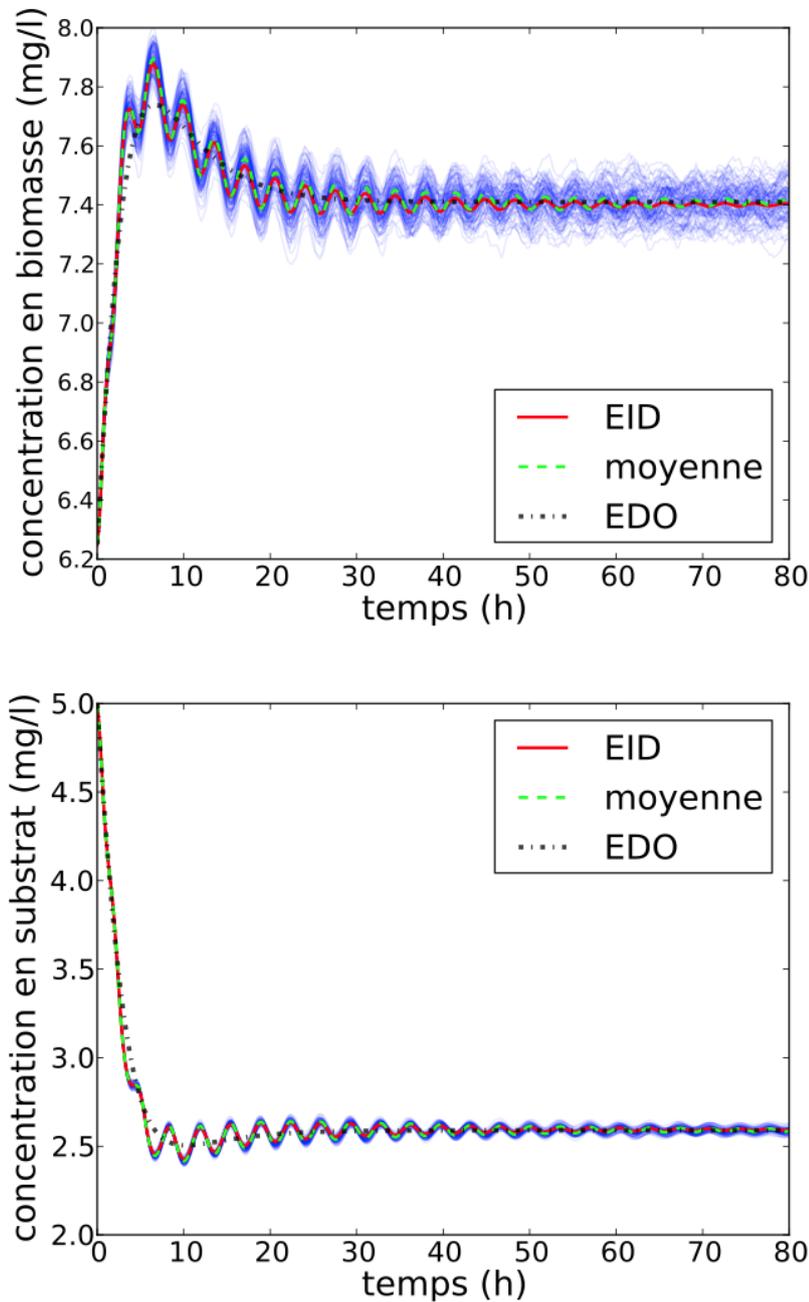


Figure 5.7 – Évolution des concentrations en biomasse (haut) et en substrat (bas) pour 60 simulations indépendantes de l'IBM (bleu), la moyenne des IBM (vert), l'EID (rouge) et l'EDO (noir) ajustée par une méthode des moindres-carrés sur l'IBM. Les paramètres de la loi de Monod (5.4) de l'EDO sont $\mu_{\max} = 0.544 \text{ h}^{-1}$ et $K_s = 4.453 \text{ mg/l}$. Le taux de division est donné par la fonction (5.7). $\bar{b} = 5 \text{ h}^{-1}$, $m_{\text{div}} = 0.5 \times 10^{-10} \text{ mg}$, $p_\beta = 100$, $V = 1.0 \times 10^{-7} \text{ l}$, $N_0 = 10000$. Les autres paramètres sont donnés dans la Table 5.2.

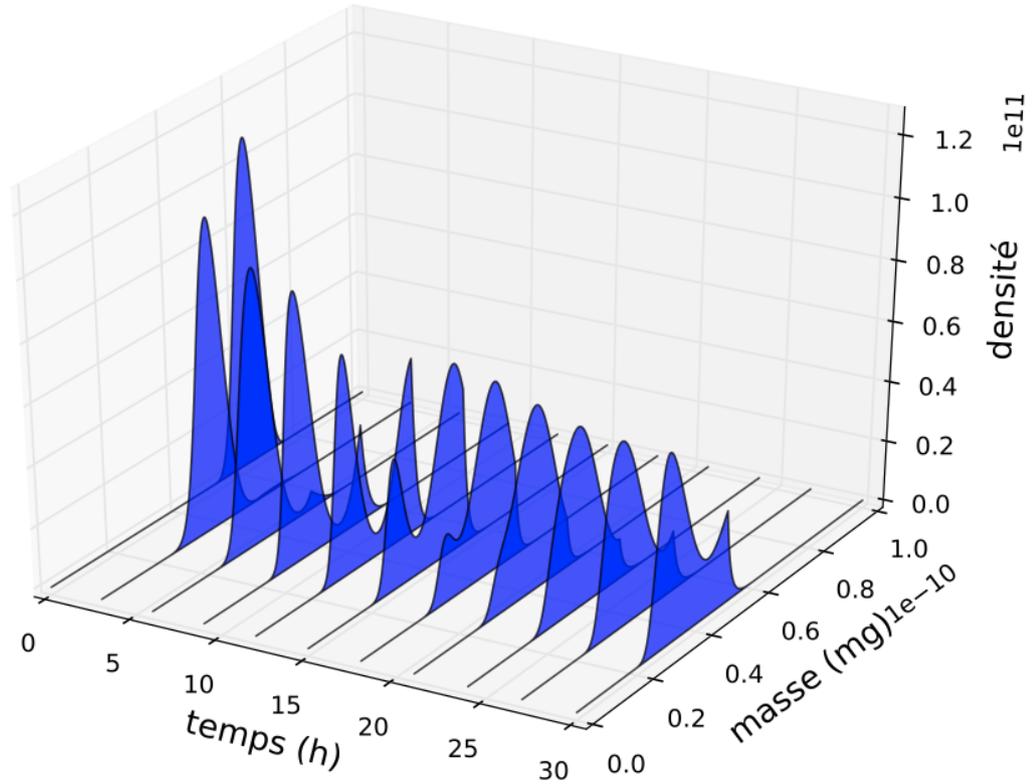


Figure 5.8 – Évolution de la distribution en masse normalisée pour l'EID (2.5) avec le taux de division (5.7), $\bar{b} = 5 \text{ h}^{-1}$, $m_{\text{div}} = 0.5 \times 10^{-10} \text{ mg}$, $p_{\beta} = 100$, $V = 1.0 \times 10^{-7} \text{ l}$, $N_0 = 10000$. Les autres paramètres sont donnés dans la Table 5.2.

un comportement similaire à celui de la moyenne. L'EDO 2 est ajustée sur les réalisations de l'IBM non éteintes et est donc proche de la moyenne conditionnée par la non-extinction. On peut remarquer que l'EID et l'EDO ne correspondent pas à la moyenne des IBM puisque seulement la moyenne rend compte du lessivage en temps infini.

Nous considérons maintenant un taux de dilution suffisamment grand $D = 0.5 \text{ h}^{-1}$, correspondant à des conditions de lessivage. La Figure 5.10 (haut) présente l'évolution de la concentration en biomasse pour les différents modèles. Les réalisations de l'IBM atteignent le lessivage en temps fini alors que les deux modèles déterministes, EID et EDO, convergent exponentiellement vers le lessivage sans jamais l'atteindre en temps fini. La Figure 5.10 (bas) présente la loi empirique du lessivage calculée à partir de 7000 réalisations indépendantes de l'IBM (courbe rouge continue). On constate une importante variance de ce temps de lessivage.

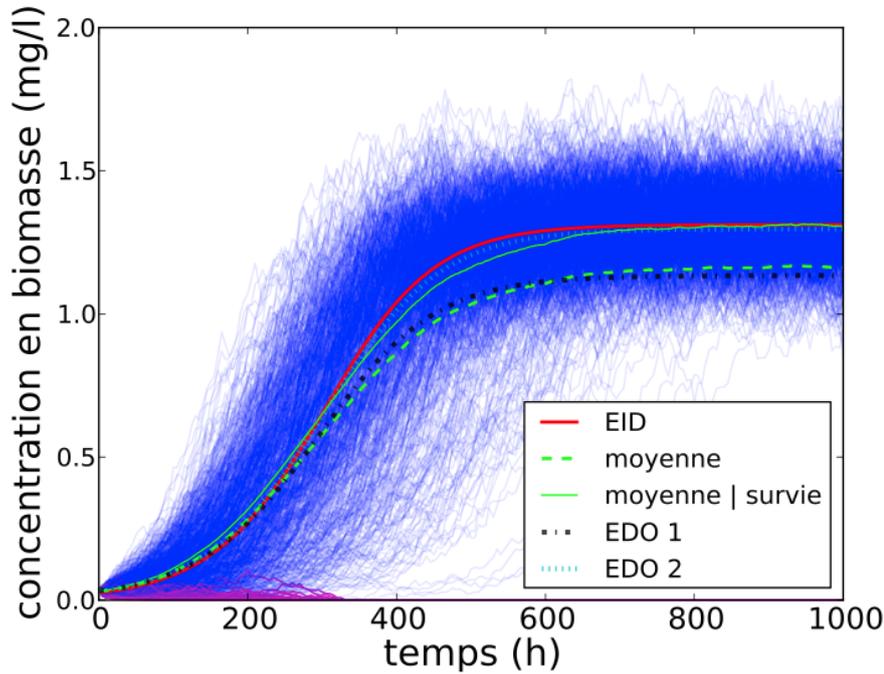


Figure 5.9 – Évolution de la concentration en biomasse. En bleu : 1000 réalisations indépendantes de l'IBM simulé avec $V = 0.5 \times 10^{-7}$ l et $N_0 = 30$. En vert : la moyenne des IBM. En rouge : la solution de l'EID. En noir : la solution de l'EDO 1 avec les paramètres $\mu_{\max} = 0.438$ et $K_s = 5.242$ ajustée sur l'IBM pondéré par la variance. En cyan : la solution de l'EDO 2 avec les paramètres $\mu_{\max} = 0.407$ and $K_s = 4.192$, ajustée sur l'IBM conditionné par la non-extinction, pondéré par la variance des populations non-éteintes. Le taux de dilution vaut 0.275 h^{-1} . Les autres paramètres sont donnés dans la Table 5.2. Parmi les 1000 réalisations indépendantes de l'IBM, 111 conduisent au lessivage alors que les modèles déterministes convergent un équilibre avec une concentration en biomasse strictement positive. La moyenne des 1000 simulations de l'IBM rend compte de la probabilité de lessivage.

Il est connu que pour un processus de naissance et mort avec des taux constants \tilde{b} et D qui correspondent respectivement au taux de naissance et au taux de mort et avec $\tilde{b} < D$, la densité de probabilité du temps d'extinction est donnée par :

$$d(t) = N_0 D \frac{(\tilde{b} - D)^2 e^{(\tilde{b}-D)t}}{(\tilde{b} e^{(\tilde{b}-D)t} - D)^2} \left(\frac{D e^{(\tilde{b}-D)t} - D}{\tilde{b} e^{(\tilde{b}-D)t} - D} \right)^{N_0-1} \quad (5.8)$$

(voir par exemple [31, page 271]).

Quand le taux de naissance n'est pas constant, on peut s'attendre à ce que la densité de probabilité du temps d'extinction soit de la forme (5.8) où \tilde{b} est le taux moyen de naissance de la population. La Figure 5.10 représente la densité de probabilité (5.8) (courbe verte

en pointillés) où \tilde{b} est calculé à l'aide d'une méthode des moindres carrés afin d'approcher la distribution empirique du temps de lessivage (courbe rouge continue).

La constante \tilde{b} dépend des paramètres du modèle, en particulier du nombre d'individus à l'instant initial et de la distribution initiale des individus. Dans notre exemple la distribution initiale contient des bactéries avec des masses plus importantes que la distribution quasi-stationnaire, le taux de division b étant croissant, le taux de division effectif de la population au temps $t = 0$ est donc plus important que le taux de division effectif quasi-stationnaire. Par conséquent la constante \tilde{b} sera plus importante aussi. D'autre part, plus le nombre initial d'individus N_0 est grand, plus le temps d'atteinte de la distribution quasi-stationnaire sera négligeable et plus la constante \tilde{b} sera proche du taux de division effectif quasi-stationnaire.

La courbe bleue représente la loi empirique du temps d'extinction du processus de naissance et mort, calculée à partir de 7000 réalisations indépendantes, où μ dans l'équations (2.8)-(2.9) est une loi de Monod (5.4) avec les mêmes paramètres que l'EDO ajustée sur l'IBM.

5.1.6 Implémentation

L'implémentation a été réalisée à l'aide de l'environnement SciPy de Python :

- La résolution du modèle classique d'équations différentielles ordinaires se fait sans difficulté en utilisant des outils standards d'intégration d'équations différentielles, en l'occurrence la fonction `scipy.integrate.odeint` fait appel au package `lsoda` de la librairie FORTRAN `odepack`.
- La résolution du système d'équations intégro-différentielles se fait par un schéma aux différences finies (voir Section 5.1.1).
- Nos efforts se sont concentrés sur l'implémentation de la simulation de Monte Carlo du modèle individu-centré (cf. Algorithme 2.2).

Nous nous concentrons sur cette dernière implémentation.

La simulation du modèle individu-centré est gourmande en place mémoire, notamment en mémoire vive, et nécessite des processeurs puissants. Certains des résultats présentés aux sections précédentes nécessitent en effet plusieurs jours de simulation. Nous avons toutefois privilégié la clarté de programmation et la réutilisabilité en adoptant une programmation orientée objet sous Python. Cette approche permet d'étendre facilement les programmes développés, par exemple pour un modèle prenant en compte l'âge des individus ou décrivant les évolutions de plusieurs populations bactériennes et plusieurs substrats. Nous avons défini les classes suivantes :

Individu

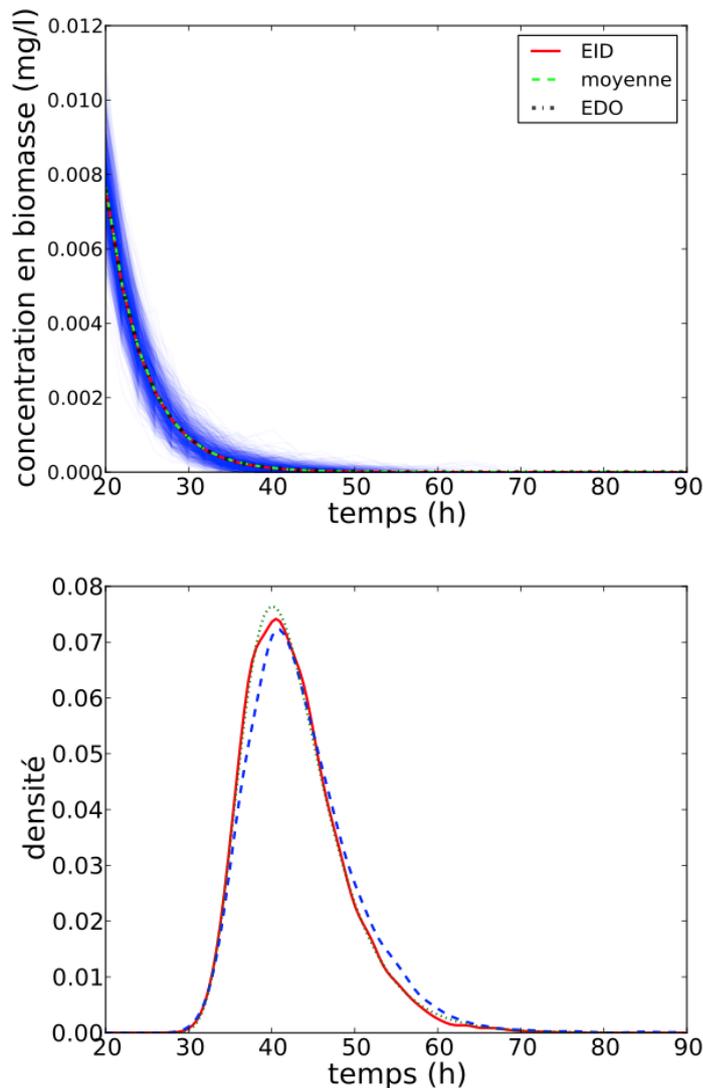


Figure 5.10 – ► (Haut) Évolution de la concentration en biomasse entre $t = 20$ et $t = 90$ h. En bleu : 1000 réalisations indépendantes de l'IBM. En vert : la moyenne des IBM. En rouge : la solution de l'EID. En noir : la solution de l'EDO avec les paramètres $\mu_{\max} = 0.578$ et $K_s = 10.0$. Les paramètres du chemostat sont $V = 10 \times 10^{-7} \text{ l}$, $N_0 = 10000$ et $D = 0.5 \text{ h}^{-1}$. Les autres paramètres sont donnés dans la Table 5.2. Pour les deux modèles déterministes, la concentration en biomasse décroît exponentiellement vers 0 mais reste strictement positive en tout temps fini. en revanche, toutes les réalisations de l'IBM atteignent le lessivage en temps fini. ► (Bas) La courbe rouge continue représente la distribution empirique du temps de lessivage calculée à partir de 7000 réalisations indépendantes de l'IBM et tracée à l'aide d'un noyau de régularisation. La courbe bleue en tiret est la distribution empirique du temps de lessivage calculée à partir de 7000 réalisations indépendantes du processus de naissance et mort avec les paramètres de l'EDO ajustée sur l'IBM. La distribution est également tracée à l'aide d'un noyau de régularisation. La courbe verte en pointillés est la densité de probabilité (5.8) avec $N_0 = 10000$, $D = 0.5$ et $\tilde{b} = 0.2922$.

```

Population
Chemostat

```

Un élément de la classe `Individu` représente une bactérie de la population. Un élément de la classe `Population` décrit l'ensemble des individus présents dans le chemostat, donc un ensemble d'éléments de la classe `Individu`. Un élément de la classe `Chemostat` représente le couple substrat/population à un instant donné.

Chaque classe possède des méthodes agissant sur les éléments de cette classe. Notamment la classe `Chemostat` possède une méthode `Gillespie` simulant les événements discrets (division et soutirage) ainsi que les événements continus (croissance bactérienne et dynamiques du substrat) entre ces événements discrets jusqu'à un temps donné.

Afin d'améliorer les temps de résolution des équations différentielles (2.12) modélisant la croissance des individus, nous avons choisi de vectoriser ces calculs en mémorisant les masses des individus dans un vecteur `masse`. Un individu est alors défini par un pointeur sur ce vecteur de masse et l'indice de ce tableau correspondant à l'indice de l'individu dans la population :

```

class Individu(object)
    def __init__(self, masse, indice):
        self.masse = masse
        self.indice = indice

```

L'évolution du nombre d'individus dans la population au cours de la simulation n'est, à priori, pas connu à l'avance. Nous choisissons d'allouer la mémoire nécessaire pour un nombre d'individus fixé au début de la simulation. Dans le cas où le nombre d'individus dépasse la capacité maximale allouée initialement, on double la taille du tableau en cours de simulation. Cela permet ne pas allouer trop de mémoire vive initialement, tout en gardant l'efficacité de l'allocation de mémoire initiale (l'ajout d'individu est alors plus rapide que de modifier la taille du tableau à chaque division bactérienne).

5.2 Simulation du modèle déterministe de chemostat avec mutations

Dans cette section, nous faisons l'étude numérique du modèle de chemostat avec mutations présenté à la Section 4.2. Les mutations ne porteront, dans ce chapitre, que sur la proportion α des bactéries filles lors de la division, comme dans l'étude traitée par Michel [49].

5.2.1 Le modèle

Nous reprenons le modèle d'invasion décrit à la Section 4.2. Nous supposons que le trait c caractérisant une population n'affecte que le noyau de division $q(c, \alpha) d\alpha$.

Nous supposons qu'à l'état initial, le chemostat contient une population résidente de trait c_R à son état équilibre :

$$(S^*(c_R), p^*(c_R, \cdot)).$$

Nous nous intéressons à la possibilité d'invasion d'une population mutante de trait c_M . Comme décrit dans la Section 4.2, cette étude revient à déterminer le signe du taux de croissance de la population mutante dans l'équilibre de la population résidente.

Nous considérons ainsi le problème aux valeurs propres (4.30), pour lequel nous étendons les notations aux paramètres c et S caractérisant le trait du mutant et la concentration en substrat, supposée constante, du chemostat :

$$\mathcal{G}_{S,c} \hat{u}_S(c, x) = \Lambda_S(c) \hat{u}_S(c, x), \quad (5.9a)$$

$$g(S, c, 0) \hat{u}_S(c, 0) = 0, \quad D + \Lambda_S(c) > 0, \quad \hat{u}_S(c, x) \geq 0, \quad \int_0^M \hat{u}_S(c, x) dx = 1, \quad (5.9b)$$

où

$$\mathcal{G}_{S,c} f(x) \stackrel{\text{déf}}{=} -\partial_x(g(S, x) f(x)) - (D + b(x)) f(x) + 2 \int_0^M \frac{b(z)}{z} q\left(c, \frac{x}{z}\right) f(z) dz.$$

La possibilité d'invasion de la population mutante est déterminée par le signe de la valeur propre $\Lambda_{S^*(c_R)}(c_M)$.

Remarque 5.2.1. *Pour $S = S^*(c_M)$, la population mutante vit dans le milieu pour laquelle elle est à l'équilibre, donc $\Lambda_{S^*(c_M)}(c_M) = 0$.*

5.2.2 Paramètres de simulation

Nous supposons que la croissance de chaque individu est donnée par une fonction de Gompertz modifiée, dont le taux de croissance dépend de la concentration en substrat et suit une loi de Monod :

$$g(S, x) \stackrel{\text{déf}}{=} C_{a,d} r(S) \left[\log\left(\frac{M}{x}\right) \right]^a x^d \quad (5.10)$$

où :

$$C_{a,d} \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{M}{e} \left(\frac{d}{a}\right)^a \frac{e^a}{M^d}$$

et :

$$r(S) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} r_{\max} \frac{S}{K_r + S}$$

où M est la masse maximale d'une bact\u00e9rie, r_{\max} est le taux de croissance maximum et K_r est la constante de demi-saturation. Plus la constante d de l'Equation (5.10) est grande, plus on p\u00e9nalise la croissance des petits individus. La vitesse de croissance maximum, \u00e0 concentration en substrat fix\u00e9e, est donn\u00e9e par $r(S) M/e$ et est atteinte pour $x = M e^{-a/d}$. Pour $a = d = 1$, \u00e0 concentration en substrat fix\u00e9e, on retrouve une fonction de Gompertz classique.

Nous supposons qu'il existe une masse minimale de division m_{div} et qu'apr\u00e8s cette masse, le taux de division est constant. La fonction λ est donc de la forme :

$$b(x) = \bar{b} 1_{\{x \geq m_{\text{div}}\}}.$$

Le noyau q , donnant la proportion de division est donn\u00e9 par :

$$q(\alpha) = \frac{1}{C_{\theta,c,l}} \left((\alpha - (c-l))^{\theta-1} (c+l-\alpha)^{\theta-1} 1_{\{\alpha \in [c-l, c+l]\}} + (\alpha - (1-c-l))^{\theta-1} (1-c+l-\alpha)^{\theta-1} 1_{\{\alpha \in [1-c-l, 1-c+l]\}} \right) 1_{\{0 < \alpha < 1\}} \quad (5.11)$$

où $C_{\theta,c,l}$ est une constante de normalisation. Les constantes l et θ donnent la variance de la proportion de division et le trait $l \leq c \leq 0.5$ repr\u00e9sente la proportion moyenne de la plus petite bact\u00e9rie lors de la division. Des exemples de tels noyaux sont donn\u00e9s \u00e0 la Figure 5.11. Si $c = 0.5$, alors le m\u00e9canisme de division est une division sym\u00e9trique auquel on a inclus de la variance. Si $c < 0.5$, la division est asym\u00e9trique.

Les valeurs des param\u00e8tres sont donn\u00e9es dans la Table 5.3.

5.2.3 R\u00e9sultats

La Figure 5.12 repr\u00e9sente le *pairwise invasibility plot* (PIP) correspondant au param\u00e8tre d'\u00e9volution c , c'est-\u00e0-dire la fitness d'invasion (ou taux de croissance) $\Lambda_{S^*(c_R)}$ de la population mutante en fonction du trait r\u00e9sident c_R et du trait mutant c_M . La *strat\u00e9gie singuli\u00e8re d'\u00e9volution* correspond au param\u00e8tre c^* tel que le point (c^*, c^*) est l'intersection des deux courbes correspondant \u00e0 une fitness nulle (l'une de ces deux courbes \u00e9tant la premi\u00e8re diagonale).

La ligne verticale $c_R = c^*$ est enti\u00e8rement \u00e0 l'int\u00e9rieure d'une r\u00e9gion dont la fitness est n\u00e9gative. Cela signifie que lorsque le trait c^* a envahi la population, aucun autre trait ne peut le remplacer. Le trait (ou strat\u00e9gie) c^* est dit *ESS-stable*.

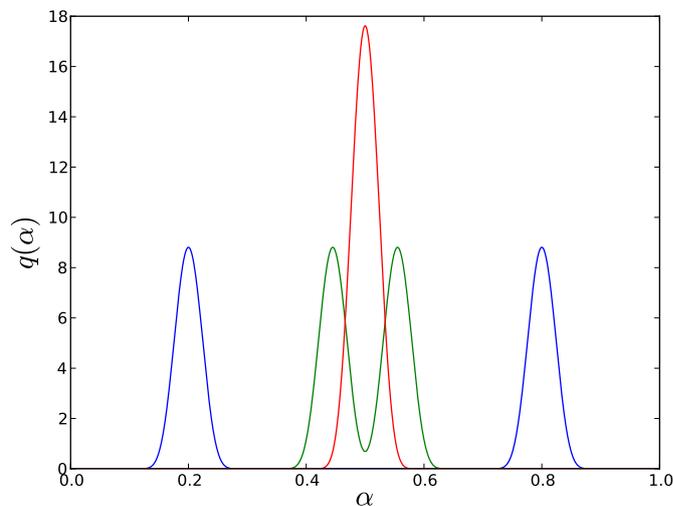


Figure 5.11 – Noyau de division q , donné par la fonction (5.11) pour $c = 0.2$ (bleu), $c = 0.445$ (vert) et $c = 0.5$ (rouge). Les paramètres de variance sont $l = 0.1$ et $\theta = 10$.

| Paramètres | Valeurs |
|--------------------------|---------------------|
| \mathbf{s}_{in} | 10 mg/l |
| M | 0.001 mg |
| m_{div} | 0.0005 mg |
| $\bar{\lambda}$ | 5 h ⁻¹ |
| θ | 10 |
| l | 0.1 |
| r_{max} | 1 h ⁻¹ |
| K_r | 10 mg/l |
| k | 1 |
| D | 0.3 h ⁻¹ |
| V | 10 l |
| a | 1.4 |
| d | 1.8 |

Tableau 5.3 – Paramètres de simulations.

Les régions au dessus de la diagonale avant c^* et en dessous de la diagonale après c^* sont positives. Ainsi, pour des traits c_R et c_M du même coté de c^* (c_R et c_M plus petits que c^* ou c_R et c_M plus grands que c^*), seulement un mutant plus proche de c^* peut envahir. La stratégie c^* est dite *convergence-stable*.

Une stratégie qui est à la fois ESS-stable et convergence-stable est appelée une stratégie continûment stable (*continuously stable strategy*, voir [27]).

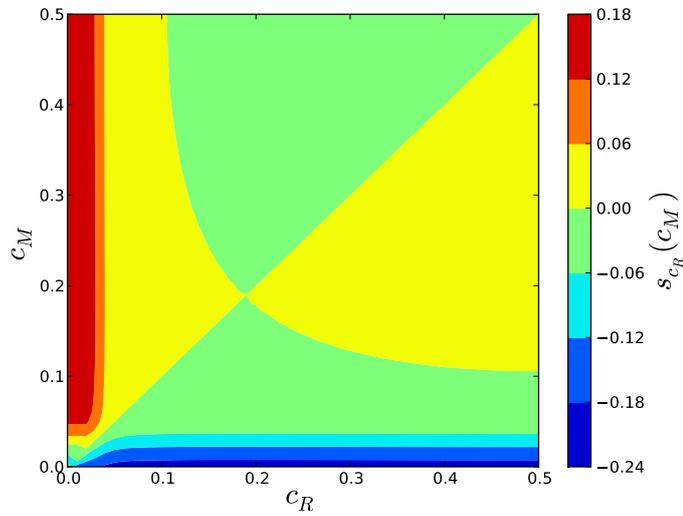


Figure 5.12 – PIP pour le paramètre d'évolution c avec les paramètres présentés à la section 5.2.2.

La Figure 5.13 représente la concentration en substrat à l'état stationnaire, dans le chemostat à une population, en fonction de la stratégie c_R , c'est-à-dire la valeur $S^*(c_R)$ correspondant à l'équilibre stable $(S^*(c_R), p^*(c_R, \cdot))$ du système (4.21)-(4.22). Le minimum de cette fonction est atteint en la stratégie singulière c^* . De plus, on remarque que les zones positives du PIP, représenté à la Figure 5.12, correspondent aux paramètres (c_R, c_M) tels que $S^*(c_R) < S^*(c_M)$. Réciproquement, les zones négatives du PIP correspondent aux paramètres (c_R, c_M) tels que $S^*(c_R) > S^*(c_M)$. Ainsi, une population mutante peut envahir une population résidente si et seulement si la concentration en substrat à l'équilibre, pour le chemostat à une population, est plus faible pour la population mutante que pour la population résidente, c'est-à-dire si la population mutante dégrade mieux le substrat que la population résidente.

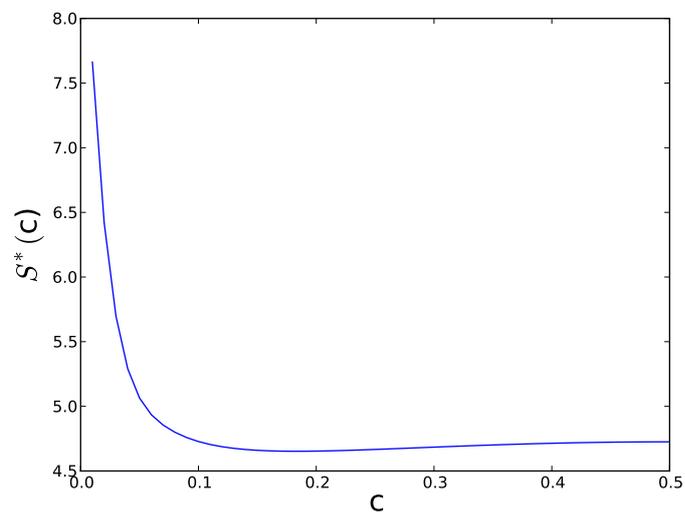


Figure 5.13 – Concentration en substrat à l'état stationnaire pour le chemostat à une population, en fonction de la valeur du trait c .

Annexe

Annexe A

L'espace des mesures finies

Dans la suite de cette annexe, E désigne un espace métrisable localement compact, à base dénombrable.

A.1 Caractérisation de la convergence en loi dans $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E)$

Rappelons quelques définitions d'Ethier et Kurtz [23, p.111] : Une suite $(f_n)_{n \in \mathbb{N}} \subset \mathcal{B}(E)$ est dite bp -convergente (uniformément bornée et convergente ponctuellement) vers $f \in \mathcal{B}(E)$, si :

$$\sup_n \|f_n\|_\infty < \infty \quad \text{et} \quad \lim_{n \rightarrow \infty} f_n(x) = f(x), \quad \forall x \in E.$$

Un ensemble $M \subset \mathcal{B}(E)$ est dit bp -fermé si pour toute suite $(f_n) \subset M$ bp -convergente vers $f \in \mathcal{B}(E)$, $f \in M$. On appelle bp -fermeture de $M \subset \mathcal{B}(E)$ le plus petit ensemble bp -fermé de $\mathcal{B}(E)$ contenant M .

On note $C_p(E)$ l'ensemble des fonctions positives de $C(E)$ et $\mathcal{B}_p(E)$ l'espace des fonctions mesurables boréliennes correspondant.

D'après Dawson [16, Lemme 3.2.1], il existe un sous-ensemble dénombrable $V = \{f_i\}_{i \geq 0}$ de $C_p(E)$ tel que $1 \in V$, V est fermé par rapport à l'addition et la bp -fermeture de V est un élément de $\mathcal{B}_p(E)$.

On peut alors définir la distance suivante sur $\mathcal{M}_F(E)$ [16, p.42] :

$$d(\nu, \mu) \stackrel{\text{déf}}{=} \sum_{i=0}^{\infty} 2^{-i} (1 \wedge |\langle \nu, f_i \rangle - \langle \mu, f_i \rangle|).$$

Pour tout $f \in V$ on définit la fonction $\tilde{F}_f : \mathcal{M}_F(E) \rightarrow \mathbb{R}$ par :

$$\tilde{F}_f(\nu) = e^{-\langle \nu, f \rangle}.$$

On considère par exemple la distance suivante sur $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E)$:

$$\tilde{d}((S, \nu), (S', \mu)) = |S - S'| + d(\nu, \mu).$$

Définition A.1.1. Un ensemble $M \subset \mathcal{C}_b(\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E))$ sépare fortement les points de $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E)$ si pour tous $(S, \nu) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E)$ et $\delta > 0$ il existe un ensemble fini $\{h_1, \dots, h_k\} \subset M$ tel que :

$$\inf_{\tilde{d}((S, \nu), (S', \mu)) \geq \delta} \max_{1 \leq i \leq k} |h_i(S, \nu) - h_i(S', \mu)| > 0.$$

Proposition A.1.2. L'ensemble $\{F_f : F \in C_b^{1,1}(\mathbb{R}^2), f \in C^1(E)\}$ des fonctions de la forme :

$$F_f(S, \nu) \stackrel{\text{déf}}{=} F(S, \langle \nu, f \rangle), \quad F \in C_b^{1,1}(\mathbb{R}^2), f \in C^1(E)$$

(cylindriques en ν) sépare fortement les points de $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E)$ et caractérise donc la convergence en loi dans cet espace.

Démonstration. Soient $(S, \nu) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}_F(E)$ et $\delta > 0$. D'après [16, preuve du Th. 3.2.6], l'ensemble $\{\tilde{F}_f, f \in V\}$ sépare fortement les points de $\mathcal{M}_F(E)$, il existe donc $\{\tilde{F}_{f_1}, \dots, \tilde{F}_{f_k}\}$ tels que :

$$\inf_{d(\nu, \mu) \geq \delta/2} \max_{1 \leq i \leq k+1} |\tilde{F}_{f_i}(\nu) - \tilde{F}_{f_i}(\mu)| > 0.$$

Pour tout $1 \leq i \leq k$, on pose $h_i(S, \nu) \stackrel{\text{déf}}{=} \tilde{F}_{f_i}(\nu)$ et $h_{k+1}(S, \nu) \stackrel{\text{déf}}{=} e^{-S}$. On obtient alors :

$$\begin{aligned} & \inf_{\tilde{d}((S, \nu), (S', \mu)) \geq \delta} \max_{1 \leq i \leq k+1} |h_i(S, \nu) - h_i(S', \mu)| \\ &= \inf \left\{ \begin{array}{l} \inf_{|S-S'| \geq \delta/2} \max_{1 \leq i \leq k+1} |h_i(S, \nu) - h_i(S', \mu)| ; \\ \inf_{\tilde{d}((S, \nu), (S', \mu)) \geq \delta} \max_{1 \leq i \leq k+1} |h_i(S, \nu) - h_i(S', \mu)| \end{array} \right\} \\ &\geq \inf \left\{ \begin{array}{l} \inf_{|S-S'| \geq \delta/2} |h_{k+1}(S, \nu) - h_{k+1}(S', \mu)| ; \\ \inf_{d(\nu, \mu) \geq \delta/2} \max_{1 \leq i \leq k} |h_i(S, \nu) - h_i(S', \mu)| \end{array} \right\} > 0. \end{aligned}$$

L'ensemble $\{F_f : F \in C_b^{1,1}(\mathbb{R}^2), f \in C^1(E)\}$ sépare donc fortement les points, ainsi, d'après [23, Th. 4.5], il caractérise la convergence en loi. \square

A.2 Topologie de Skorohod

L'espace des mesures finies $\mathcal{M}_F(E)$ est muni de la topologie de la convergence étroite, c'est-à-dire la plus petite topologie qui rend continues les applications :

$$\zeta \rightarrow \langle \zeta, f \rangle = \int_E f(x) \zeta(dx)$$

pour tout $f \in \mathcal{C}(E)$. Cette topologie est munie de la distance de Prokhorov :

$$d_{\text{PR}}(\zeta, \zeta') \stackrel{\text{déf}}{=} \inf \left\{ \varepsilon > 0; \zeta(F) \leq \zeta'(F^\varepsilon) + \varepsilon, \right. \\ \left. \zeta'(F) \leq \zeta(F^\varepsilon) + \varepsilon, \text{ pour tout } F \subset E \text{ fermé} \right\}$$

où :

$$F^\varepsilon \stackrel{\text{déf}}{=} \{x \in E; \inf_{y \in F} |x - y| < \varepsilon\}$$

(voir [14, Appendix A2.5]). La distance de Prokhorov est majorée par la distance en variation totale $d_{\text{TV}}(\zeta, \zeta') = \|\zeta - \zeta'\|_{\text{TV}}$ associée à la norme définie par :

$$\|\zeta\|_{\text{TV}} \stackrel{\text{déf}}{=} \sup_{A \in \mathcal{B}(E)} |\zeta(A) + \zeta(A^c)| = \zeta_+(E) + \zeta_-(E) = \sup_{\substack{f \text{ continue} \\ \|f\|_\infty \leq 1}} |\langle \zeta, f \rangle|$$

pour toute mesure ζ finie et signée, où $\zeta = \zeta_+ - \zeta_-$ est la décomposition de Hahn-Jordan de ζ (voir [38, p. 36]).

L'espace $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F(E))$ est muni de la métrique de Skorohod d_S . Au lieu de donner la définition de cette métrique, voir Ethier et Kurtz [23, Eq. (5.2) p. 117], nous rappelons une caractérisation de la convergence pour cette métrique [23, Prop. 5.3, p. 119].

Une suite $(\zeta^n)_{n \in \mathbb{N}}$ converge vers ζ dans $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F(E))$, i.e. $d_S(\zeta^n, \zeta) \rightarrow 0$, si et seulement si il existe une suite $\lambda_n(t)$ de changements de temps telle que, pour tout n , $t \rightarrow \lambda_n(t)$ est strictement croissante et continue avec $\lambda_n(0) = 0$, $\lambda_n(t) \rightarrow_{t \rightarrow \infty} \infty$, vérifiant :

$$\sup_{0 \leq t \leq T} d_{\text{PR}}(\zeta_t^n, \zeta_{\lambda_n(t)}) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0 \tag{A.1}$$

et

$$\sup_{0 \leq t \leq T} |\lambda_n(t) - t| \rightarrow 0. \tag{A.2}$$

Si $(\zeta^n)_{n \in \mathbb{N}}$ converge vers ζ dans $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F(E))$ et si $\zeta \in \mathcal{C}([0, T], \mathcal{M}_F(E))$ alors ζ^n converge vers ζ dans $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F(E))$ aussi pour la distance uniforme. En effet, on a

$$\sup_{0 \leq t \leq T} d_{\text{PR}}(\zeta_t^n, \zeta_t) \leq \sup_{0 \leq t \leq T} d_{\text{PR}}(\zeta_t^n, \zeta_{\lambda_n(t)}) + \sup_{0 \leq t \leq T} d_{\text{PR}}(\zeta_{\lambda_n(t)}, \zeta_t).$$

Le premier terme du membre de droite tend vers 0 par (A.1); le second terme tend vers 0 par (A.2) et l'uniforme continuité de ζ dans $[0, T]$.

A.3 Convergences en loi dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), \acute{e}))$

Nous présentons, dans cette section, les étapes permettant de démontrer la convergence en loi d'une suite de processus $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ de $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{M}_F(E))$.

Définissons tout d'abord les convergences pour les topologies vague, faible et étroite :

Définition A.3.1. Une suite $(\mu_n)_n$ converge vers μ pour la topologie vague (resp. faible, resp. étroite) si et seulement si

$$\int_E f \mu_n \rightarrow \int_E f \mu \quad \forall f \in C_K(E) \text{ (resp. } C_0(E), \text{ resp. } C_b(E)).$$

La convergence étroite entraîne la convergence faible et la convergence faible entraîne la convergence vague.

Nous noterons $(\mathcal{M}_F(E), \acute{e})$ (resp. $(\mathcal{M}_F(E), v)$) pour indiquer que l'espace $\mathcal{M}_F(E)$ est muni de la convergence étroite (resp. vague).

La démonstration de la convergence de la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ se fait en 4 principales étapes, présentée ci-dessous.

Soit $\mathcal{F}(E)$ une famille dense de $C_0(E)$.

Étape 1 : Tension de $(\langle \bar{\nu}^n, f \rangle)_{n \geq 0}$ dans $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{R})$ pour $f \in \mathcal{F}(E)$

On montre les propriétés suivantes :

- (i) Pour tous $t \geq 0$ et $f \in \mathcal{F}(E)$, la suite $(\langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle)_{n \geq 0}$ est tendue dans \mathbb{R} .
- (ii) Soient A_t^n et Z_t^n respectivement la partie à variation finie et la partie martingale de :

$$\langle \bar{\nu}_t^n, f \rangle = \langle \bar{\nu}_0^n, f \rangle + A_t^n + Z_t^n.$$

Pour tous $t > 0$, $\varepsilon > 0$, $\eta > 0$ il existe $\delta > 0$ et n_0 tels que pour toute suite de temps

d'arrêt $(\tau_n)_n$ avec $\tau_n \leq t$:

$$\begin{aligned} \sup_{n \geq n_0} \sup_{\theta \in [0, \delta]} \mathbb{P}\left(|A_{\tau_n + \theta}^n - A_{\tau_n}^n| \geq \eta\right) &\leq \varepsilon, \\ \sup_{n \geq n_0} \sup_{\theta \in [0, \delta]} \mathbb{P}\left(|\langle Z^n \rangle_{\tau_n + \theta} - \langle Z^n \rangle_{\tau_n}| \geq \eta\right) &\leq \varepsilon. \end{aligned}$$

Les critères d'Aldous et de Robolledo nous permettent de conclure que la suite $(\langle \bar{\nu}^n, f \rangle)_{n \geq 0}$ est tendue dans $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{R})$ [42, Corollaire 2.3.3].

Étape 2 : Tension de $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$

On utilise le Théorème suivant :

Théorème A.3.2 (Roelly-Coppoletta). *Soit $(P_n)_n$ une suite de probabilité sur Ω . Soit $f_0 \equiv 1$, $(f_k)_k > 0$ une suite de fonctions dense dans $C_0(E)$. Si pour tout $k \in \mathbb{N}$, $(\langle P_n, f_k \rangle)_n$ est une suite tendue de probabilités sur $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{R})$ alors $(P_n)_n$ est tendue sur $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), f))$.*

Démonstration. Voir [58]. □

L'Étape 1 et le Théorème précédent nous permettent directement de conclure que $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ est tendue dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$.

Étape 3 : Convergence en loi de $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ pour la topologie vague

D'après l'Étape 2, la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ est tendue dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$. Donc d'après le Théorème de Prokhorov (voir par exemple [7]), on peut en extraire une sous suite convergente $(\bar{\nu}^{n_i})_{i \geq 0}$ dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$.

La convergence en loi de $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ pour la topologie vague consiste à démontrer que la valeur d'adhérence est unique, c'est-à-dire qu'il existe $\xi \in \mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$ tel que pour toute sous-suite convergente $(\bar{\nu}^{n_i})_{i \geq 0}$ on a :

$$\lim_{i \rightarrow \infty} \langle \bar{\nu}^{n_i}, f \rangle = \langle \xi, f \rangle \quad \forall f \in C_K(E).$$

On en déduit ensuite, par [7, Corollaire du Théorème 5.1, p. 59], la convergence en loi de la suite $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$.

Étape 4 : Convergence en loi de $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ pour la topologie étroite

Pour démontrer la convergence en loi de $(\bar{\nu}^n)_{n \geq 0}$ vers une limite ξ dans l'espace $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), \acute{e}))$ il reste à montrer que :

- (i) $\xi \in C([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$
- (ii) $\langle \bar{\nu}^n, 1 \rangle$ converge en loi vers $\langle \xi, 1 \rangle$ dans $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{R})$.

Le théorème suivant nous permet de conclure :

Théorème A.3.3 (Méléard et Roelly [45]). *Soit $(m_n)_n$ une suite de processus de $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), \acute{e}))$ et m un processus de $C([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$. Alors $m_n \rightarrow m$ en loi dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), \acute{e}))$ si et seulement si $m_n \rightarrow m$ en loi dans $\mathbb{D}([0, T], (\mathcal{M}_F(E), v))$ et $\langle m_n, 1 \rangle \rightarrow \langle m, 1 \rangle$ en loi dans $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{R})$.*

Remarque A.3.4. *Si E est un ensemble compact, les topologies vague et étroite coïncident, la démonstration se réduit donc aux Étapes 1 à 3.*

Bibliographie

- [1] Linda J. ALLEN : *An Introduction to Stochastic Processes with Biology Applications*. Prentice Hall, 2003.
- [2] Julien ARINO : *Modélisation structurée de la croissance du phytoplancton en chemostat*. Thèse de doctorat, Université Joseph Fourier, 2001.
- [3] Krishna B. ATHREYA et Peter E. NEY : *Branching Processes*. Springer, 1972.
- [4] Norman T. J. BAILEY : *The Elements of Stochastic Processes with Applications to the Natural Sciences*. Wiley-Interscience, 1963.
- [5] Damien J. BATSTONE, J. KELLER, Irini ANGELIDAKI, S.V. KALYUZHNY, S.G. PAVLOSTATHIS, A. ROZZI, W.T.M. SANDERS, H. SIEGRIST et V.A. VAVILIN : *Anaerobic digestion model No. 1 (ADM1)*. IWA Publishing, 2002.
- [6] Simon BENGTTSSON, Jakob HALLQUIST, Alan WERKER et Thomas WELANDER : Acidogenic fermentation of industrial wastewaters : Effects of chemostat retention time and ph on volatile fatty acids production. *Biochemical Engineering Journal*, 40 (3):492–499, 2008.
- [7] Patrick BILLINGSLEY : *Convergence of Probability Measures*. John Wiley & Sons, 1968.
- [8] Fabien CAMPILLO et Coralie FRITSCH : Weak convergence of a mass-structured individual-based model. *Applied Mathematics & Optimization*, pages 1–37, 2014. ISSN 0095-4616. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s00245-014-9271-3>.
- [9] Fabien CAMPILLO, Marc JOANNIDES et Irène LARRAMENDY-VALVERDE : Stochastic modeling of the chemostat. *Ecological Modelling*, 222(15):2676–2689, 2011.

- [10] Nicolas CHAMPAGNAT : A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models. *Stochastic Processes and their Applications*, 116(8): 1127–1160, 2006.
- [11] Nicolas CHAMPAGNAT, Régis FERRIÈRE et Sylvie MÉLÉARD : Individual-based probabilistic models of adaptive evolution and various scaling approximations. In Robert C. DALANG, Marco DOZZI et Francesco RUSSO, éditeurs : *Seminar on Stochastic Analysis, Random Fields and Applications V, Centro Stefano Franscini, Ascona, 2005*, volume 59 de *Progress in Probability*, pages 75–114. Birkhäuser, 2008.
- [12] Nicolas CHAMPAGNAT, Pierre-Emmanuel JABIN et Sylvie MÉLÉARD : Adaptation in a stochastic multi-resources chemostat model. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées*, 101(6):755–788, 2014. ISSN 0021-7824.
- [13] Kenny S. CRUMP et Wan-Shin C. O’YOUNG : Some stochastic features of bacterial constant growth apparatus. *Bulletin of Mathematical Biology*, 41(1):53 – 66, 1979.
- [14] Daryl DALEY et David VERE-JONES : *An Introduction to the Theory of Point Processes – Volume I : Elementary Theory and Methods*. Springer, second edition, 2003.
- [15] Prodromos DAOUTIDIS et Michael A. HENSON : Dynamics and control of cell populations in continuous bioreactors. *AIChE Symposium Series*, 326:274–289, 2002.
- [16] Donald A. DAWSON : Measure-valued markov processes. In Paul-Louis HENNEQUIN, éditeur : *École d’Été de Probabilités de Saint-Flour XXI—1991*, volume 1541 de *Lecture Notes in Mathematics*, pages 1–250. Springer-Verlag, Berlin, 1993.
- [17] Donald L. DEANGELIS et Louis J. GROSS, éditeurs. *Individual-based models and approaches in ecology : populations, communities and ecosystems*. Chapman and Hall, New York, 1992.
- [18] Odo DIEKMANN, Pierre-Emanuel JABIN, Stéphane. MISCHLER et Benoît PERTHAME : The dynamics of adaptation : an illuminating example and a Hamilton-Jacobi approach. *Theoretical Population Biology*, 67(4):257–71, 2005.
- [19] Michael DOEBELI : A model for the evolutionary dynamics of cross-feeding polymorphisms in microorganisms. *Population Ecology*, 44(2):59–70, 2002.
- [20] Marie DOUMIC : Analysis of a population model structured by the cells molecular content. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 2:121–152, 1 2007.
- [21] Marie DOUMIC JAUFFRET et Pierre GABRIEL : Eigenelements of a general aggregation-fragmentation model. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 20(05):757–783, 2010.

- [22] János ENGLÄNDER et Andreas E. KYPRIANOU : Local extinction versus local exponential growth for spatial branching processes. *Ann. Probab.*, 32(1A):78–99, 01 2004. URL <http://dx.doi.org/10.1214/aop/1078415829>.
- [23] Stewart N. ETHIER et Thomas G. KURTZ : *Markov Processes – Characterization and Convergence*. John Wiley & Sons, 1986.
- [24] Nicolas FOURNIER et Sylvie MÉLÉARD : A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations. *Annals of Applied Probability*, 14(4):1880–1919, 2004.
- [25] Arnold G. FREDRICKSON, Doraiswami RAMKRISHNA et Henry M. TSUCHIYA : Statistics and dynamics of procaryotic cell populations. *Mathematical Biosciences*, 1(3):327–374, 1967.
- [26] Coralie FRITSCH, Jérôme HARMAND et Fabien CAMPILLO : A modeling approach of the chemostat. *Ecological Modelling*, 299(0):1 – 13, 2015. ISSN 0304-3800. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014005948>.
- [27] Stefan A. H. GERITZ, Éva KSIDI, Géza MESZÉNA et Johan A. J. METZ : Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology*, 12:35–57, 1998.
- [28] Daniel T. GILLESPIE : Exact stochastic simulation of coupled chemical reactions. *Journal of Physical Chemistry*, 81(25):2340–2361, 1977.
- [29] Johan GRASMAN, Maarten DE GEE et Onno A. Van HERWAARDEN : Breakdown of a chemostat exposed to stochastic noise volume. *Journal of Engineering Mathematics*, 53(3):291–300, 2005.
- [30] Volker GRIMM et Steven F. RAILSBACK : *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, 2005.
- [31] Geoffrey R. GRIMMETT et David R. STIRZAKER : *Probability and Random Processes*. Oxford University Press, 2001.
- [32] Alex GROISMAN, Caroline LOBO, HoJung CHO, J. Kyle CAMPBELL, Yann S. DUFOUR, Ann M. STEVENS et Andre LEVCHENKO : A microfluidic chemostat for experiments with bacterial and yeast cells. *Nature Methods*, 2(9):685–689, September 2005.
- [33] Christos HATZIS, Friedrich SRIENC et A. G. FREDRICKSON : Multistaged corpuscular models of microbial growth : Monte Carlo simulations. *Biosystems*, 36(1):19–35, 1995.

- [34] Michael A. HENSON : Dynamic modeling and control of yeast cell populations in continuous biochemical reactors. *Computers & Chemical Engineering*, 27(8-9):1185–1199, 2003.
- [35] Josef HOFBAUER et Karl SIGMUND : Adaptive dynamics and evolutionary stability. *Applied Mathematics Letters*, 3(4):75–79, 1990.
- [36] Paul A. HOSKISSON et Glyn HOBBS : Continuous culture - making a comeback? *Microbiology*, 151(10):3153–3159, octobre 2005.
- [37] Sze-Bi HSU, Stephen P. HUBBELL et Paul WALTMAN : A mathematical theory for single-nutrient competition in continuous cultures of micro-organisms. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 32(2):366–383, 1977.
- [38] Peter J. HUBER et Elvizio M. RONCHETTI : *Robust statistics*. John Wiley, second edition, 2009.
- [39] Michael HUSTON, Donald L. DEANGELIS et Wilfred POST : New computer models unify ecological theory. *BioScience*, 38(10):682–691, 1988.
- [40] Nobuyuki IKEDA et Shinzo WATANABE : *Stochastic Differential Equations and Diffusion Processes*. North-Holland/Kodansha, 1981.
- [41] Lorens IMHOF et Sebastian WALCHER : Exclusion and persistence in deterministic and stochastic chemostat models. *Journal of Differential Equations*, 217(1):26–53, 2005.
- [42] Anatole JOFFE et Michel MÉTIVIER : Weak convergence of sequences of semimartingales with applications to multitype branching processes. *Advances in Applied Probability*, 18:20–65, 1986.
- [43] Jan-Ulrich KREFT, Cristian PICIOREANU, Julian W. WIMPENNY et Mark C. M. van LOOSDRECHT : Individual-based modelling of biofilms. *Microbiology*, 147(Pt 11):2897–2912, 2001.
- [44] Min Woo LEE, Vassilios S. VASSILIADIS et Jong Moon PARK : Individual-based and stochastic modeling of cell population dynamics considering substrate dependency. *Biotechnology and Bioengineering*, 103(5):891–899, 2009. ISSN 1097-0290.
- [45] Sylvie MÉLÉARD et Sylvie ROELLY : Sur les convergences étroite ou vague de processus à valeurs mesures. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris Sér. 1*, 317:785–788, 1993.

- [46] Sylvie MÉLÉARD et Viet Chi TRAN : Trait substitution sequence process and canonical equation for age-structured populations. *Journal of Mathematical Biology*, 58(6):881–921, 2009.
- [47] Johan A. J. METZ, Stefan A. H. GERITZ, Géza MESZÉNA, Frans J. A. JACOBS et J. S. van HEERWAARDEN : Adaptive dynamics : A geometric study of the consequences of nearly faithful reproduction. In S. J. van STRIEN et S. M. VERDUYN-LUNEL, éditeurs : *Stochastic and spatial structures of dynamical systems (Amsterdam, 1995)*, pages 183–231. North-Holland, 1996.
- [48] Johan A.J. METZ, Roger M. NISBET et Stefan A.H. GERITZ : How should we define ‘fitness’ for general ecological scenarios? *Trends in Ecology & Evolution*, 7(6):198–202, 1992.
- [49] Philippe MICHEL : Fitness optimization in a cell division model. *Comptes Rendus Mathématique*, 341(12):731–736, 2005.
- [50] Sepideh MIRRAHIMI, Benoît PERTHAME et Joe Yuichiro WAKANO : Direct competition results from strong competition for limited resource. *Journal of Mathematical Biology*, 68(4):931–949, 2014. ISSN 0303-6812.
- [51] Sepideh MIRRAHIMI, Benoît PERTHAME et Joe Yuichiro WAKANO : Evolution of species trait through resource competition. *Journal of Mathematical Biology*, 64(7):1189–1223, 2012.
- [52] Jacques MONOD : La technique de culture continue, théorie et applications. *Annales de l’Institut Pasteur*, 79(4):390–410, 1950.
- [53] Keith W. MORTON et David F. MAYERS : *Numerical Solution of Partial Differential Equations : An Introduction*. Cambridge University Press, second edition, 2005.
- [54] Aaron NOVICK et Leo SZILARD : Description of the chemostat. *Science*, 112(2920):715–716, 1950.
- [55] Benoît PERTHAME : *Transport Equations in Biology*. Birkhäuser, 2007.
- [56] Doraiswami RAMKRISHNA : Statistical models of cell populations. In *Advances in Biochemical Engineering*, volume 11, pages 1–47. Springer Verlag, 1979.
- [57] Doraiswami RAMKRISHNA : *Population Balances : Theory and Applications to Particulate Systems in Engineering*. Elsevier Science, 2000.
- [58] Sylvie ROELLY-COPPOLETTA : A criterion of convergence of measure-valued processes : application to measure branching processes. *Stochastics*, 17(1-2):43–65, 1986.

- [59] Barbara RÜDIGER et Giacomo ZIGLIO : Itô formula for stochastic integrals w.r.t. compensated Poisson random measures on separable Banach spaces. *Stochastics*, 78 (6):377–410, 2006.
- [60] Walter RUDIN : *Real and complex analysis*. McGraw-Hill, third edition, 1987.
- [61] Hal L. SMITH et Paul E. WALTMAN : *The Theory of the Chemostat : Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press, 1995.
- [62] Gregory STEPHANOPOULOS, Rutherford ARIS et Arnold G. FREDRICKSON : A stochastic analysis of the growth of competing microbial populations in a continuous biochemical reactor. *Mathematical Biosciences*, 45:99–135, 1979.
- [63] Olivier TEYTAUD, Christophe ANTONINI, Pierre BORGNAT et Annie CHATEAU : *Les maths pour l'agreg*. Dunod, 2007.
- [64] Viet Chi TRAN : *Modèles particuliers stochastiques pour des problèmes d'évolution adaptative et pour l'approximation de solutions statistiques*. Thèse de doctorat, Université de Nanterre - Paris X, 2006.
- [65] Viet Chi TRAN : Large population limit and time behaviour of a stochastic particle model describing an age-structured population. *ESAIM : PS*, 12:345–386, 2008.
- [66] Lukas M. WICK, Hansueli WEILENMANN et Thomas EGLI : The apparent clock-like evolution of *Escherichia coli* in glucose-limited chemostats is reproducible at large but not at small population sizes and can be explained with Monod kinetics. *Microbiology*, 148(Pt 9):2889–2902, 2002.