

Introduction

Le chémostat est un dispositif expérimental inventé dans les années 1950 quasi simultanément par Jacques Monod, d'une part [M50] et Aaron Novick et Leo Szilard, d'autre part [NOV 50]. Dans son article séminal, Monod présente à la fois les équations du chémostat ainsi qu'un exemple de dispositif expérimental fonctionnant en continu permettant de contrôler la croissance microbienne en jouant sur le débit d'alimentation. Novick et Szilard, de leur côté, proposent un dispositif expérimental plus simple, l'une des difficultés techniques à l'époque étant de concevoir un système capable de délivrer un débit constant à un réacteur de petit volume. D'abord nommé « bactogène » par Monod, ce sont Novick et Szilard qui proposent le nom de chémostat pour *chemical [environment] is static*. Il est utilisé pour étudier les micro-organismes et en particulier leurs caractéristiques de croissance sur un substrat dit « limitant », les autres ressources essentielles à leur développement et à leur reproduction étant supposées être présentes en excès dans le réacteur. Il est constitué d'une enceinte contenant le volume réactionnel, d'une entrée permettant d'alimenter le système en ressources et d'une sortie par laquelle l'ensemble des constituants sont soutirés. Ce dispositif présente deux caractéristiques principales : son contenu est supposé parfaitement homogène et son volume est maintenu constant par l'utilisation de dispositifs techniques adéquats permettant d'appliquer continuellement des débits d'entrée et de sortie identiques. Il doit notamment sa notoriété au fait de permettre de fixer à l'équilibre le taux de croissance des micro-organismes qu'il contient *via* la manipulation du débit d'alimentation. D'abord utilisé par les microbiologistes pour étudier la croissance d'une espèce donnée de micro-organismes (on parle alors de « culture pure »), son usage va largement se diversifier au cours du temps. Dans les années 1960, il devient un outil standard des microbiologistes pour étudier les liens entre croissance et paramètres de l'environnement. Dans les années 1970-80, il va connaître un intérêt fort en écologie mathématique alors même qu'il est quelque peu délaissé par les microbiologistes, l'attention de ces derniers étant retenue par le développement des approches de la biologie moléculaire pour le suivi et la compréhension des écosystèmes microbiens. Ce

sont les études sur la compétition des micro-organismes qui vont raviver l'intérêt des chercheurs pour le chémostat dans les années 1980, plus particulièrement dans le domaine de l'écologie microbienne. Il faut attendre les années 2000 et l'avènement de l'ère postgénomique, qui nécessite une connaissance et un contrôle fins des milieux réactionnels, pour réellement noter un regain d'intérêt pour ce dispositif de la part des microbiologistes. Il est utilisé aujourd'hui dans des domaines scientifiques portant sur l'acquisition de connaissances aussi bien fondamentales, telles l'écologie ou la biologie évolutive, qu'appliquées, comme le traitement de l'eau, la valorisation énergétique de la biomasse et d'une manière générale les biotechnologies.

Le chémostat n'a pas seulement fait l'objet de nombreuses publications mais également de plusieurs ouvrages essentiellement dans le domaine des mathématiques. On peut légitimement se demander ce qu'un ouvrage supplémentaire peut apporter sur un dispositif somme toute très simple dans son principe. A cette question nous apportons les éléments de réponse suivants.

La principale source d'incertitude lorsque l'on modélise un processus biologique est la modélisation du taux de croissance des micro-organismes. Soucieux de répondre à des préoccupations de praticiens, c'est autour de cette question fondamentale d'un point de vue appliqué que nous avons construit cet ouvrage. Nous savons bien que l'expression analytique d'un taux de croissance n'en est qu'une approximation et il ne faudrait pas que les propriétés du modèle dépendent de cette expression ; c'est pourquoi nous présenterons des modèles généraux englobant différents modèles de croissance que nous préciserons ensuite. En particulier, nous étudions l'influence du type de fonction de croissance considérée sur l'issue d'une compétition entre plusieurs espèces. Adoptant une approche de complexité croissante, après une introduction générale qui occupe le premier chapitre, le second chapitre s'intéresse naturellement à la croissance d'une seule espèce de micro-organismes sur une ressource. Les propriétés de ce modèle sont analysées pour les trois plus importantes classes de taux de croissance rencontrés en biotechnologie à savoir ceux limités et/ou inhibés par un substrat et ceux dits densité-dépendants où le taux de croissance ne dépend pas seulement de la ressource mais également de la densité de micro-organismes présents. Cette première situation est complexifiée dans le chapitre 3 où nous abordons le cas de plusieurs espèces en compétition sur une unique ressource lorsque les taux de croissance sont uniquement ressource-dépendants. On y énonce en particulier le théorème de l'exclusion compétitive à l'équilibre dont on donne des démonstrations relatives à l'existence et la stabilité locale mais également globale des équilibres du système. Le quatrième chapitre aborde spécifiquement le cas de la coexistence de plusieurs en compétition sur une ressource lorsque les taux de croissance sont densité-dépendants. L'étude de ce type de modèle étant significativement plus complexe du point de vue mathématique, le recours à des outils numériques de simulation permet de mettre en évidence la diversité des situations rencontrées. Enfin, le cinquième et dernier chapitre aborde des modèles permettant de considérer la structuration spatiale des micro-organismes

en plusieurs classes, ici présents à la fois sous forme planctonique et en flocons ou en biofilms.

Nous restreignons notre propos à des situations dans lesquelles une seule ressource limitante est considérée. Dans une situation réelle, il est évident qu'il en sera différemment. Toutefois, les raisonnements nécessaires à l'étude de ces situations plus complexes seront toujours menés sur la base des outils que nous introduisons dans cet ouvrage. Ce livre est rédigé pour permettre une lecture linéaire dans l'ordre des chapitres qui le composent. Toutefois, selon le degré de détail souhaité, nous proposons plusieurs fois au lecteur de laisser de côté certains passages avec la possibilité d'y revenir ensuite sans perdre le fil de lecture.

Ce livre est avant tout dédié aux élèves ingénieurs et aux étudiants en thèse souhaitant se former aux techniques d'analyse des systèmes dynamiques relatifs aux systèmes biologiques utilisés en biotechnologie et, de manière particulière, au chémostat (système homogène fonctionnant en continu). Il s'agit avant tout de traiter la question de l'étude des propriétés qualitatives d'un modèle d'ores et déjà disponible et dédié à formaliser une situation d'intérêt. La question de confronter ce modèle à des données sort du cadre de cet ouvrage. Nous espérons que les efforts pédagogiques réalisés permettent de rendre accessible sa lecture au plus grand nombre, incluant des élèves biotechnologues et non seulement des mathématiciens. En particulier, les techniques importantes sont particulièrement détaillées alors que les éléments demandant des développements plus importants ou d'importance secondaire sont proposés en exercices dont les principaux éléments de corrections sont ajoutés en fin d'ouvrage.

Une annexe assez importante est consacrée à la théorie des équations différentielles. Il ne s'agit pas d'un cours à proprement parler mais d'un rappel des principales notions et résultats auxquels nous nous référerons. Le lecteur ayant les connaissances d'une classe préparatoire scientifique ou d'une licence scientifique devrait pouvoir s'y retrouver. Le livre comporte de très nombreuses figures que souvent on aura avantage à agrandir (lors d'une lecture de la version électronique).