

# Table des matières

|   |           |
|---|-----------|
| <b>Introduction</b> . . . . .                                 | <b>9</b>  |
| <b>Chapitre 1. Les bioréacteurs</b> . . . . .                 | <b>13</b> |
| 1.1. Introduction . . . . .                                   | 13        |
| 1.1.1. Qu'est-ce qu'un bioréacteur ? . . . . .                | 13        |
| 1.1.2. Classification des réacteurs biologiques . . . . .     | 14        |
| 1.1.3. Petit précis de microbiologie . . . . .                | 15        |
| 1.2. Modélisation des réactions biologiques . . . . .         | 16        |
| 1.2.1. A propos des variables d'état du modèle . . . . .      | 16        |
| 1.2.2. Processus biologiques et schéma réactionnel . . . . .  | 21        |
| 1.2.3. Les équations du chimostat . . . . .                   | 23        |
| 1.2.4. Les cinétiques biologiques . . . . .                   | 27        |
| 1.2.5. Les intérêts du chimostat . . . . .                    | 29        |
| 1.3. Vers « un peu plus » de réalisme . . . . .               | 30        |
| 1.3.1. Extensions . . . . .                                   | 30        |
| 1.3.2. Le pH et les équilibres physico-chimiques . . . . .    | 33        |
| 1.3.3. La spatialisation . . . . .                            | 35        |
| 1.3.4. Evolutions récentes . . . . .                          | 36        |
| <b>Chapitre 2. La croissance d'une seule espèce</b> . . . . . | <b>39</b> |
| 2.1. Propriétés mathématiques du « modèle minimal » . . . . . | 40        |
| 2.1.1. Propriétés générales . . . . .                         | 40        |
| 2.1.2. La fonction $\mu$ est monotone et bornée . . . . .     | 43        |
| 2.1.2.1. Les équilibres . . . . .                             | 44        |
| 2.1.2.2. Stabilité locale des équilibres . . . . .            | 46        |
| 2.1.2.3. Stabilité globale . . . . .                          | 47        |

|   |    |
|---|----|
| 2.1.3. La fonction $\mu$ n'est pas monotone . . . . .                                     | 50 |
| 2.1.3.1. Les équilibres . . . . .   | 51 |
| 2.1.3.2. Stabilité locale des équilibres . . . . .  | 52 |
| 2.1.4. Interprétations . . . . .  | 54 |
| 2.1.4.1. Lessivage . . . . .  | 54 |
| 2.1.4.2. Fortes densités . . . . .  | 54 |
| 2.1.4.3. Le diagramme opératoire . . . . .  | 54 |
| 2.2. Simulations . . . . .  | 54 |
| 2.2.1. Simulations dans l'espace des phases . . . . .                                     | 55 |
| 2.2.1.1. La fonction $\mu$ est une fonction de Monod . . . . .                            | 55 |
| 2.2.1.2. La fonction $\mu$ est une fonction de Haldane . . . . .                          | 57 |
| 2.2.2. Transitoires . . . . .   | 58 |
| 2.3. Quelques extensions du modèle minimal . . . . .                                      | 60 |
| 2.3.1. Présence de biomasse en entrée . . . . .   | 61 |
| 2.3.1.1. Evolution de la concentration totale . . . . .                                   | 61 |
| 2.3.1.2. Equilibre . . . . .  | 62 |
| 2.3.2. Dilutions différentes . . . . .  | 62 |
| 2.3.3. Taux de croissance densité-dépendant et caractéristique<br>à l'équilibre . . . . . | 66 |
| 2.3.3.1. La caractéristique à l'équilibre . . . . .                                       | 68 |
| 2.3.3.2. Equilibres . . . . .   | 71 |
| 2.3.4. Rendement dépendant de la densité du substrat . . . . .                            | 72 |
| 2.4. Notes bibliographiques . . . . .   | 76 |

## **Chapitre 3. L'exclusion compétitive . . . . . 77**

|   |    |
|---|----|
| 3.1. Le cas de fonctions de croissance monotones . . . . .                  | 77 |
| 3.1.1. Les équilibres . . . . .   | 78 |
| 3.1.1.1. Le caractère non générique des équilibres de coexistence . . . . . | 79 |
| 3.1.2. Stabilité locale de l'équilibre de lessivage . . . . .               | 80 |
| 3.1.3. Stabilité locale des équilibres hors lessivage . . . . .             | 80 |
| 3.2. L'exclusion compétitive à l'équilibre . . . . .                        | 81 |
| 3.2.1. Enoncé . . . . .   | 82 |
| 3.2.2. Espèce à l'équilibre en fonction du taux de dilution . . . . .       | 82 |
| 3.2.3. Dynamique des proportions entre espèces . . . . .                    | 83 |
| 3.2.3.1. Le cas des espèces « proches » . . . . .                           | 85 |
| 3.2.3.2. Comportement au voisinage de l'équilibre . . . . .                 | 85 |
| 3.2.4. Conclusion . . . . .   | 86 |
| 3.3. Stabilité globale . . . . .  | 87 |
| 3.3.1. Une preuve « graphique » pour deux espèces . . . . .                 | 89 |
| 3.3.2. Une preuve pour le cas général . . . . .                             | 90 |
| 3.4. Le cas de fonctions de croissance non monotones . . . . .              | 95 |
| 3.4.1. Ensemble de croissance . . . . .                                     | 95 |
| 3.4.2. Etude des équilibres . . . . .                                       | 96 |

|  |            |
|--|------------|
| 3.4.3. L'exclusion compétitive . . . . .   | 97         |
| 3.4.4. Compétition entre deux espèces . . . . .                                    | 98         |
| 3.4.5. Illustration et effet d'une « bio-augmentation » . . . . .                  | 98         |
| 3.5. Notes bibliographiques . . . . .  | 102        |
| <b>Chapitre 4. La compétition : le modèle densité-dépendant . . . . .</b>          | <b>107</b> |
| 4.1. Orientation du chapitre . . . . .   | 107        |
| 4.2. La compétition de deux espèces . . . . .                                      | 110        |
| 4.2.1. Comportement d'une espèce isolée . . . . .                                  | 111        |
| 4.2.2. Equilibres des deux espèces en interaction . . . . .                        | 112        |
| 4.2.2.1. L'équilibre de lessivage (toujours) . . . . .                             | 113        |
| 4.2.2.2. Les équilibres d'exclusion (sous condition) . . . . .                     | 113        |
| 4.2.2.3. Les équilibres de coexistence . . . . .                                   | 114        |
| 4.2.3. Stabilité des équilibres . . . . .  | 115        |
| 4.2.4. Simulations . . . . .   | 117        |
| 4.3. Compétition de N espèces : la compétition intraspécifique exclusive . .       | 120        |
| 4.3.1. Caractéristique à l'équilibre et coexistence . . . . .                      | 121        |
| 4.3.2. Simulations . . . . .   | 124        |
| 4.4. Compétition de N espèces : le cas général . . . . .                           | 126        |
| 4.4.1. Un modèle densité-dépendant particulier . . . . .                           | 126        |
| 4.4.2. La compétition intraspécifique exclusive . . . . .                          | 127        |
| 4.4.3. La compétition intraspécifique dominante . . . . .                          | 127        |
| 4.4.4. La compétition indifférenciée . . . . .                                     | 128        |
| 4.4.5. La compétition interspécifique dominante . . . . .                          | 131        |
| 4.5. Notes bibliographiques . . . . .  | 137        |
| <b>Chapitre 5. Des modèles plus complexes . . . . .</b>                            | <b>139</b> |
| 5.1. Introduction . . . . .  | 139        |
| 5.2. Modèles avec biomasse agrégée . . . . .                                       | 140        |
| 5.2.1. Biomasse planctonique <i>versus</i> biomasse agrégée . . . . .              | 141        |
| 5.2.2. Coexistence entre les deux formes . . . . .                                 | 143        |
| 5.2.3. Equilibres de coexistence . . . . .   | 143        |
| 5.2.4. Etude de stabilité . . . . .  | 147        |
| 5.2.5. Le cas des attachements/détachements rapides . . . . .                      | 149        |
| 5.2.6. Considération de plusieurs espèces . . . . .                                | 152        |
| 5.3. La relation « proie-prédateur » dans le chémostat . . . . .                   | 153        |
| 5.3.1. Introduction . . . . .  | 153        |
| 5.3.2. La « chaîne » substrat-bactérie-prédateur . . . . .                         | 154        |
| 5.3.2.1. Le cas : $\mu(S_{in}) < D$ . . . . .                                      | 155        |
| 5.3.2.2. Le cas : $(\mu^{-1} + \nu^{-1})^{-1}(S_{in}) < D < \mu(S_{in})$ . . . . . | 156        |

|  |            |
|--|------------|
| 5.3.3. Le réseau trophique substrat-bactéries-prédateurs . . . . . | 158        |
| 5.3.4. Confrontation à des données expérimentales . . . . .        | 160        |
| 5.4. Notes bibliographiques . . . . .                              | 161        |
| <b>Annexe A. Equations différentielles . . . . .</b>               | <b>165</b> |
| <b>Annexe B. Indications sur les exercices . . . . .</b>           | <b>209</b> |
| <b>Bibliographie . . . . .</b>                                     | <b>231</b> |
| <b>Index . . . . .</b>   | <b>239</b> |